

# **Ensamblajes de artrópodos asociados a arbustos nativos del noreste de la Patagonia: su relación con la complejidad estructural de la vegetación y el pastoreo ovino**

Tesista: Lic. Fernando J. Martínez

Directores: Dr. Germán H. Cheli

Dr. Pablo M. Dellapé

Trabajo de tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Naturales en  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La  
Plata(FCNyM-UNLP) 2018



## **Agradecimientos**

A mis directores de tesis Germán Cheli y Pablo Dellapé. A Germán por bancarme e incentivarme durante todo este proceso (y prácticamente desde que arranqué a estudiar biología!). Por estar presente en todas las etapas de esta tesis, desde el armado del proyecto, muestreo (con prestada de camioneta incluida) y en la cantidad de decisiones que tomamos durante el trabajo de laboratorio, los análisis de los datos y la escritura. A Pablo por aceptar ser mi director a la distancia, por la buena predisposición ante cada consulta, por alojarme en su casa en algún que otro viaje a La Plata y por darme una mano enorme con las cuestiones de papeles en la universidad.

A todo mi familia que siempre estuvo pendiente dándome aliento desde Entre Ríos. A mi vieja por estar siempre presente, llamando y preguntando acerca de la “famosa tesis”. A mi viejo que se enganchó con mi laburo de laboratorio y contribuyó con alguna que otra caja entomológica artesanal, “porta-ependorfs” de madera, etc. A todos los madrinenses amigos y compañeros de distintos ámbitos que de alguna u otra forma estuvieron presentes durante este trayecto.

Muchísima gente del Cenpat me ayudó durante estos años, pero quisiera agradecer particularmente a Alejandro Bisigato por la buena predisposición siempre que lo consulté, por facilitarme la búsqueda de información, por la ayuda metodológica y por pensar el “índice de complejidad de los arbustos” que fue de gran utilidad para la tesis. A Daniel Udrizar por bancarme en la oficina y darme una mano en todo, a Victoria Campanella por la paciencia con todas las consultas arbustivas y a Gustavo Pazos por los salvavidas estadísticos.

Eternamente agradecido a tod@s los compañeros y amigos que me dieron una mano enorme tanto en el campo como en el laboratorio y muchas veces me salvaron las campañas a último momento: Facundo Zaffaroni, Nicolás Martínez Román, Patricia Olivera, María Mazur, Cristian Silva, Pablo Torres, y Romina D’Agostino. Gracias y más gracias!!, y perdón por la dieta basada en sanguchitos.

A los dueños de los campos, Roberto Riera y Néstor Jauregui por permitirme y facilitarme el acceso a los campos. A tod@s los especialistas que dedicaron parte de su tiempo de manera desinteresada para ayudarme con la determinación taxonómica: Gimena Dellapé, Diego Carpintero, Martín Ramírez, Cristian Grismado, Andrés Porta, Gustavo Flores, Guadalupe Del Rio y Fabiana Cuezco.

A la Dirección de Flora y Fauna Silvestre y a la Subsecretaría de Conservación y Áreas Protegidas de la Provincia del Chubut por otorgarme los permisos correspondientes. A CONICET por otorgarme la beca que me permitió realizar el doctorado. Al IPEEC (Instituto Patagónico para el Estudio de los Ecosistemas Continentales) y al CCT CONICET-CENPAT por el lugar de trabajo y las facilidades logísticas (camionetas, cámara fría, freezer, laboratorios, etc.). Los siguientes proyectos financiaron parte de esta tesis: “Actualización del conocimiento de los artrópodos terrestres de la Patagonia árida Argentina a través de Código de barras genéticos” CONICET-IBOL; PICT 2012 N° 2660 Ensamblajes de coleópteros epigeos en la Patagonia central: consideraciones ecológicas y su relación con la desertificación; (P-UE 2016)-“Una visión integrada de los procesos ambientales: observatorio de los ecosistemas continentales patagónicos (OECOP).”

Muchas gracias al Dr. José Corronca, la Dra. Margarita Rocca y la Dra. Adriana Marvaldi por sus valiosos comentarios y sugerencias que contribuyeron a mejorar en gran medida el manuscrito de la tesis.

## Índice

Resumen.....	10
Abstract.....	14
Capítulo 1: introducción, objetivos e hipótesis.....	18
Capítulo 2: metodología general.....	23
Área de estudio.....	24
Diseño de muestreo.....	26
Especies vegetales.....	27
Puesta a punto de la metodología de muestreo de artrópodos.....	29
Muestreos de artrópodos.....	31
Procesamiento y determinación taxonómica de los artrópodos.....	32
Estructura trófica de los ensambles.....	32
Análisis Estadísticos.....	33
Análisis de la estructura de los ensambles de artrópodos.....	34
Análisis de taxones indicadores.....	35
Análisis de los gremios tróficos y de los principales taxones.....	36
Diversidad y riqueza de los ensambles.....	36
Capítulo 3: descripción general de los ensambles de artrópodos, variación temporal y caracterización de la arquitectura de los arbustos hospedadores.....	39
Introducción.....	40
Materiales y métodos.....	41
Abundancias de artrópodos.....	41
Estructura trófica.....	41
Comunidad de artrópodos en relación a los factores espaciales y temporales.....	41
Ensamblajes de artrópodos y variación estacional.....	42
Arquitectura de los arbustos en relación a los factores espaciales y temporales.....	42
Resultados.....	43
Abundancias de artrópodos.....	43
Estructura trófica.....	45
Comunidad de artrópodos en relación con los factores espaciales y temporales.....	46
Ensamblajes de artrópodos y variación estacional.....	46



Arquitectura de los arbustos en relación con los factores espaciales y temporales.....	49
Discusión.....	51
Capítulo 4: ensambles de artrópodos y su relación con el disturbio por pastoreo ovino....	57
Introducción.....	58
Materiales y métodos.....	60
Ensambls de artrópodos y disturbio por pastoreo ovino.....	61
Análisis de taxones indicadores de los distintos grados de disturbio.....	61
Abundancia de los principales taxones en función del grado de disturbio.....	61
Gremios tróficos en función de la intensidad de pastoreo.....	61
Riqueza y diversidad de los ensambles.....	61
Resultados.....	62
Ensambls de familias de artrópodos y disturbio por pastoreo ovino.....	62
Análisis de taxones indicadores de los distintos grados de disturbio.....	63
Abundancia de los principales taxones en función del grado de disturbio.....	64
Gremios tróficos en función de la intensidad de pastoreo.....	66
Riqueza y diversidad de los ensambles.....	67
Discusión.....	68
Capítulo 5: ensambles de artrópodos y su relación con la arquitectura de los arbustos hospedadores.....	74
Introducción.....	75
Materiales y métodos.....	76
Ensambls de artrópodos y especies de arbustos hospedadores.....	76
Análisis de taxones indicadores.....	77
Abundancias de los principales taxones y su relación con los arbustos.....	77
Abundancias de los gremios tróficos en función de los arbustos.....	77
La variación en las abundancias de los gremios tróficos en función de los arbustos hospedadores se analizó utilizando modelos con la misma estructura que en los análisis de las abundancias de las principales familias.....	77
Riqueza y diversidad de los ensambles.....	77
Ensambls de artrópodos y variables arquitectónicas del canopeo.....	77
Resultados.....	78
Ensambls de artrópodos y especies de arbustos hospedadores.....	78

Abundancias de los principales taxones y su relación con los arbustos.....	83
Abundancias de los gremios tróficos en función de los arbustos.....	84
Riqueza y diversidad de los ensambles.....	85
Ensamblajes de artrópodos y variables arquitectónicas del canopeo.....	86
Discusión.....	89
Capítulo 6: conclusiones generales.....	95
Bibliografía.....	99
Anexo A.....	118
Anexo B.....	130

## Índice de figuras

Figura 2.1: área de estudio.....	24
Figura 2.2: aspecto general de la vegetación predominante.....	25
Figura 2.3: localización de los cuadros y los sitios de muestreo.....	27
Figura 2.4: aspecto general de un individuo de quilembay.....	28
Figura 2.5: aspecto general de un ejemplar de molle.....	28
Figura 2.6: aspecto general de un individuo de jarilla.....	29
Figura 2.7: estimación del esfuerzo de muestreo.....	31
Figura 3.1: abundancia relativa de los principales órdenes.....	44
Figura 3.2: abundancia relativa de las principales familias.....	45
Figura 3.3: valores relativos de la abundancia (N) y riqueza taxonómica (S) de los gremios tróficos.....	46
Figura 3.4: ordenamiento NMDS de las muestras de primavera y verano en función de las abundancias de las familias de artrópodos.....	47
Figura 3.5: comparación de la riqueza (a) y diversidad (b) taxonómica entre primavera y verano mediante curvas de rarefacción/extrapolación.....	48
Figura 3.6: valores relativos de la abundancia (N) y riqueza taxonómica (S) de los gremios tróficos para las estaciones de primavera y verano.....	49
Figura 4.1: ordenamiento NMDS de las muestras totales (n = 108) con distinto grado de disturbio en función de las abundancias de las familias.....	62
Figura 4.2: ordenamiento NMDS de los sitios con distinto grado de disturbio en función de las abundancias de las familias para las tres especies de arbustos y las dos estaciones.....	63
Figura 4.3: abundancia media por muestra (n = 108) de las familias que respondieron significativamente al pastoreo.....	65
Figura 4.4: abundancia media por muestra (n = 18) de las familias que respondieron significativamente al pastoreo para la jarilla en primavera.....	65
Figura 4.5: abundancia media por muestra (n = 18) de las familias que respondieron significativamente al pastoreo en verano para el quilembay (a), el molle (b) y la jarilla (c).....	66

Figura 4.6: abundancia media por muestra (n = 18) de los gremios tróficos que respondieron significativamente al pastoreo para la jarilla en primavera (a) y el molle en verano (b).....	67
Figura 4.7: comparación de la riqueza y diversidad de familias en función del pastoreo mediante curvas de rarefacción-extrapolación.....	68
Figura 5.1: ordenamiento NMDS de las muestras totales (n = 108) en función de las abundancias de las familias de artrópodos para las tres especies arbustivas.....	79
Figura 5.2: ordenamiento NMDS de las muestras de primavera (n = 54) para las tres especies de arbustos.....	80
Figura 5.3: ordenamiento NMDS de las muestras de verano (n = 54) para las tres especies de arbustos.....	81
Figura 5.4: abundancia media por muestra de las diez principales familias de artrópodos para las tres especies arbustivas.....	84
Figura 5.5: abundancia media por muestra de los gremios tróficos para las tres especies arbustivas.....	85
Figura 5.6: comparación de la riqueza y diversidad de familias por especie de arbusto mediante curvas rarefacción-extrapolación para los muestras totales (a y b), la primavera (c y d) y el verano (e y f).....	86
Figura 5.7: ordenamiento resultante del análisis dbRDA para los muestras totales .....	87
Figura 5.8: ordenamiento resultante del análisis dbRDA para los muestras de primavera .....	88
<a href="#">Figura 5.9: ordenamiento resultante del análisis dbRDA para los muestras de verano ....</a>	<a href="#">89</a>

## **Índice de tablas**

Tabla 3.1: resultados de las comparaciones de apares para la abundancia general de los gremios tróficos.....	45
Tabla 3.2: resultado del análisis de PERMANOVA general de la comunidad de artrópodos en función de las cuatro fuentes de variación.....	46
Tabla 3.3: media de las variables arquitectónicas en función de la especie arbustiva, intensidad de pastoreo, estación y año.....	50
Tabla 4.1: valores de los estadísticos para los análisis PERMANOVAs de los ensambles de artrópodos asociados a las tres especies de arbustos en función de la intensidad de pastoreo.....	63
Tabla 4.2: valores como indicadores para las combinaciones de los taxones y su significancia estadística para los tres sitios con distinta intensidad de pastoreo.....	64
Tabla 5.1: valores de los estadísticos F para los contrastes de a pares de los análisis PERMANOVAs para las tres especies de arbustos.....	80
Tabla 5.2: valores como indicadores para los taxones (individuales y combinados) y su significancia estadística para las tres especies de arbustos por estación.....	83

## Resumen

El desierto del Monte abarca una importante extensión de ambientes áridos y semiáridos de Argentina. Los artrópodos constituyen el componente animal más diverso y abundante del Monte, interviniendo en importantes procesos ecosistémicos. La vegetación del Monte está dominada por arbustos, los cuales determinan una marcada heterogeneidad ambiental que influye sobre las comunidades de animales que viven asociados a ellos. El pastoreo con ganado doméstico es la actividad humana de mayor extensión en el Monte y ha favorecido a la degradación ambiental y la pérdida de diversidad biológica. El objetivo principal de este trabajo fue analizar, por primera vez para la porción sur del Monte (Monte Austral), la estructura de los ensamblajes de artrópodos que habitan sobre tres especies de arbustos nativos de la región y la respuesta de estos ensamblajes tanto a las diferencias en la complejidad del canopeo arbustivo como al disturbio generado por el pastoreo. Las hipótesis planteadas en esta tesis postulan que (1) el pastoreo genera una disminución en la abundancia y diversidad de artrópodos, (2) las distintas especies arbustivas hospedan ensamblajes particulares de insectos y arácnidos, y (3) estos ensamblajes son más diversos en los arbustos con un canopeo de mayor complejidad estructural.

Para realizar la tesis se eligieron los arbustos *Chuquiraga avellanedae* ("quilembay"), *Schinus molle* ("molle") y *Larrea divaricata* ("jarilla"). Estas son especies características del Monte Austral que difieren en cuanto a su arquitectura. Se realizó un estudio preliminar para estimar el tamaño muestral apropiado, determinándose que un total de cinco ejemplares de arbustos por sitio son suficientes para obtener una muestra representativa de la comunidad de artrópodos que habitan sobre el canopeo arbustivo. Los muestreos se localizaron en establecimiento rurales ubicados a 40 km al norte de Puerto Madryn (provincia de Chubut). Se eligieron nueve sitios en total, tres en proximidades de las aguadas ("pastoreado"), tres a 1500 m de las aguadas ("intermedio") y tres sin ganado en los últimos siete años ("clausura"). Los muestreos se realizaron en primavera y verano de dos años sucesivos (cinco arbustos x tres especies arbustivas x nueve sitios x dos estaciones x dos años = 540 arbustos muestreados). Además, a cada ejemplar se le midieron variables indicadoras de la arquitectura vegetal: altura, área del canopeo y un índice de complejidad (IDC) definido como la distancia en metros necesaria para que se produzcan tres intercepciones sobre una aguja de hierro.

Los análisis, considerando los datos fusionados de los cinco arbustos por sitio, se hicieron desde una perspectiva taxonómica (nivel de familia) y funcional (gremios tróficos). La estructura de los ensambles en función de los distintos factores fueron analizados mediante escalamientos multidimensionales no métricos (NMDS) y análisis permutacionales de la varianza (PERMANOVA). Además, se aplicó el índice de taxones indicadores (IndVal) para encontrar aquellos artrópodos característicos de cada arbusto/grado de disturbio. Las variaciones en las abundancias de los taxones más representativos y de los gremios tróficos fueron analizadas mediante modelos lineales generalizados (GLM). La riqueza y diversidad taxonómica fue estimada a partir de los número de Hill y la comparación entre estas estimaciones se realizó mediante curvas de rarefacción-extrapolación. La relación entre los ensambles de artrópodos y la variables arquitectónicas de los arbustos fue estudiada mediante análisis de redundancia basados en distancia (dbRDA). Asociado a la naturaleza del muestreo, se encuentran cuatro importantes fuentes de variación, dos temporales (años y estación climática) y dos espaciales (grado de disturbio y especie de arbusto hospedador). Para considerar esos factores en los resultados y conclusiones de la tesis, primeramente se realizó un análisis general de la matriz comunitaria completa (mediante PERMANOVA) y las variables arquitectónicas (mediante modelos GLMs) en función de los cuatro factores mencionados anteriormente.

En total se recolectaron 8.596 individuos, siendo Psocidae, Anyphaenidae, Psyllidae, Miridae y Chrysomelidae las familias dominantes. La composición general de esta comunidad fue similar a la de otras zonas del Monte. Las variables temporales así como las especies arbustivas afectaron significativamente la estructura de la comunidad de artrópodos. Entonces, para estudiar los principales factores de interés (efecto de disturbio y arbustos hospedadores), se decidió realizar los análisis posteriores tanto desde una perspectiva general como considerando la posible influencia de las otras fuentes de variación (arbustos-estaciones por separado y año como efecto aleatorio). La composición de la comunidad de insectos y arácnidos varió entre estaciones, lo cual se vio reflejado en parámetros como la estructura trófica (principalmente por cambios en las proporciones de detritívoros y predadores) y la diversidad taxonómica (más elevada en verano). Por otro lado, las variables arquitectónicas sólo variaron significativamente entre especies de arbustos.

El pastoreo ovino no afectó de manera significativa la estructura de los ensamblajes de insectos y arácnidos. Probablemente esto se relacione con que los arbustos estudiados son pocos palatables y su arquitectura no se modificó significativamente con el grado de disturbio. Además, la disposición espacial de los arbustos en forma de parches, podría facilitar la colonización por parte de los artrópodos desde parches no disturbados a zonas más afectadas, favoreciendo una elevada resiliencia ecológica de los ensamblajes frente al pastoreo ovino. A pesar de esto, se detectaron variaciones particulares en algunos parámetros comunitarios (abundancia, diversidad y estructura trófica). La disminución en la diversidad en los sitios más disturbados sólo fueron evidentes en primavera y para los ensamblajes que habitan sobre el molle y la jarilla. Probablemente esto se asocie con que taxones representativos de la primavera se vieron beneficiados (e.g. Miridae) o perjudicados (e.g. Curculionidae) por el disturbio. Los artrópodos herbívoros fueron los que respondieron en mayor medida al pastoreo, resaltando su valor como indicadores de este disturbio. Así, los succionadores de savia se beneficiaron por pastoreo, patrón que puede relacionarse con la mayor abundancia de hemípteros en los sitios disturbados. Mientras que los folívoros masticadores mostraron una respuesta opuesta a la anterior. Dado que la estructura física del canopy no se modificó con el pastoreo, es probable que otras variables no analizadas como la composición química de los arbustos tengan influencia sobre los taxones y grupos particulares que respondieron al pastoreo.

Cada una de las tres especies arbustivas presentó un ensamblaje particular y diferenciado con taxones característicos de artrópodos. También, se encontró que la diferenciación de los ensamblajes se relacionó en gran medida a variaciones estructurales en el canopy de los arbustos. El ensamblaje de artrópodos que habita sobre el molle (arbusto de complejidad intermedia) fue el de mayor diversidad. Esto probablemente esté relacionado a una arquitectura particular de este arbusto que determina una mayor disponibilidad de microhábitats favorables para los artrópodos (e.g. protección ante condiciones climáticas adversas o predadores). Además, la distribución espacial más heterogénea del molle podría incrementar la colonización de insectos y arácnidos desde los parches de vegetación circundantes. El ensamblaje que habita sobre el quilembay, a pesar de tener una baja diversidad, fue el más diferenciado y particular. Por otro lado, tanto los predadores como los detritívoros disminuyeron su abundancia a medida que el canopy se tornó más complejo. Este patrón se relacionó principalmente a variaciones en las



abundancias de taxones representativos como Anyphaenidae y Psocidae. Finalmente, la relación positiva entre las principales familias de Hemiptera y las variables que indican una mayor complejidad estructural, explicarían en parte la mayor abundancia de succionadores de savia en la jarilla.

De esta manera, la presente tesis demostró que la heterogeneidad ambiental representada por la arquitectura de especies arbustivas representativas es uno de los factores más importantes en la estructuración de los ensambles de artrópodos de la región. En contraposición, el pastoreo ovino no altera de manera significativa a los ensambles que habitan el canopeo de los arbustos estudiados, afectando sólo a determinados grupos/taxones que podrían ser analizados en el futuro como potenciales indicadores de este disturbio. Estos hallazgos demuestran la gran relevancia que tiene la interacción arbusto-artrópodo para la biodiversidad del Monte Austral. Considerando el papel fundamental que desempeñan los insectos y arácnidos en estos ecosistemas áridos, la información aportada por este trabajo constituye una valiosa herramienta para el desarrollo de planes de conservación de la biodiversidad y de los procesos ecosistémicos de la región.

**Palabras claves:** insectos, arácnidos, Monte Austral, arbustos, diversidad, pastoreo, heterogeneidad ambiental.

# Abstract

The Monte Desert cover an important area of arid and semiarid environments of Argentina. Arthropods are the most diverse and abundant animal component of the Monte, and they play key roles in different ecosystem processes. The Monte's vegetation is dominated by shrubs that determine an important environmental heterogeneity and affects the animals communities. Grazing is the most extended human activity in the Monte and has been associated with environmental degradation and loss of biological diversity due to grazing disturbances. The main objective of this work was to analyze the structure of the arthropod assemblages inhabiting on the canopy of three native shrub species of the southern Monte, and its response to both canopy complexity and grazing disturbance. The hypotheses of this work were: (1) the arthropod assemblages are negatively affected by grazing, with lower abundance and biodiversity in more disturbed sites, (2) the shrub species host particular assemblages of insects and arachnids, and (3) the arthropod assemblages are positively affected by heterogeneity, showing higher abundance and diversity in shrubs with more complex canopies.

The shrubs *Chuquiraga avellanedae*, *Schinus molle* and *Larrea divaricata* were selected because they are representative of the southern Monte and differ in the canopy architecture. A preliminary study was carried out to estimate the appropriate sampling size, determining that five shrub specimens are sufficient to obtain a representative sample of the shrub-dwelling arthropod assemblages. The study was performed in ranches located 40 km north of Puerto Madryn (Chubut province). Nine sites were selected, three near to the watering points ("grazing sites"), three at 1500 m from this points ("intermediate sites") and three sites were located in a paddock without cattle for 7 years ("exclosure"). Samplings were made in spring and summer of two successive years (five shrubs specimens x three shrub species x nine sites x two seasons x two years = 540 shrubs sampled). In addition, three architectural variables were measured in each shrub: height, canopy area and a complexity index (IDC) defined as the distance in meters necessary for three interceptions along a pin.

Analyses, considering the joint data of the five shrubs per site, were performed from a taxonomic perspective (family level) and functional (trophic guilds). Arthropod assemblages and their relationship with the different factors (grazing disturbance or shrub

species) were analyzed by non-metric multidimensional scaling (NMDS) and permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). In addition, Indicator Taxa index (IndVal) was applied to find those arthropods characteristic of each treatment. The abundances of the most representative taxa and trophic guilds were analyzed using Generalized Linear Models (GLM). Taxonomic richness and diversity were estimated from Hill's numbers and, the comparison among these estimates (for levels of grazing disturbance or shrub species) was made using rarefaction-extrapolation curves. A distance-based redundancy analysis (dbRDA) was employed to detect relationships among canopy architecture and arthropod assemblages. Associated with the sampling design, there are four important sources of variation, two temporal (years and climatic season) and two spatial (disturbance and shrub species). To consider these factors in the results and conclusions of the thesis, preliminary analysis of the complete community matrix (using PERMANOVA) and the architectural variables (using GLMs models) as a function of the factors above mentioned.

A total of 8,596 individuals were collected. The more abundant taxa were Psocidae, Anyphaenidae, Psyllidae, Miridae and Chrysomelidae. Temporal variables and shrub species affected the general arthropod community structure. Thus, to study the main factors of interest (grazing disturbance and host shrubs), it was decided to perform the subsequent analyzes both from a general perspective and considering the possible influence of others sources of variation (shrubs-seasons separately and year as random effect). Arthropod community composition varied among seasons, which was reflected in parameters such as the trophic structure (mainly due to changes in the proportions of detritivores and predators) and taxonomic diversity (highest in summer). On the other hand, the architectural variables only varied significantly among shrub species.

Sheep grazing did not significantly affect the general structure of shrub-dwelling arthropod assemblages. This result could be related to that the canopy architecture did not change with the grazing disturb, probably as consequence of to the low palatability of the vegetal species studied. The spatial organization of the shrubs in patches could facilitate the colonization by arthropods from undisturbed patches to more affected areas, increasing the ecological resilience to the grazing disturbance. However, certain parameters ( e.g. diversity and trophic structure) showed significant responses to the grazing depending on both shrub species and seasons. The lowest diversity in the most disturbed sites was only evident in spring and for the assemblages associated to *S. johnstonii* and *L. divaricata*.

This is probably related to variation in the abundance of spring representative taxa that showed a positive (e.g. Miridae) or negative (e.g. Curculionidae) response to the disturbance. The herbivores showed the most evident response to the grazing, highlighting the value of this arthropods as indicators of the disturbance. Sap-sucking insects (mainly Hemiptera) were more abundant on grazed sites, while the folivorous showed a opposite pattern. Given that the canopy architecture did not change with grazing, probably the disturb affect the arthropods above mentioned via other variables not analyzed (e.g changes in the shrub chemical composition).

Shrub species were associated with a particular and exclusive arthropod assemblage with several characteristic taxa. Moreover, an important proportion of the differentiation among the three assemblages was attributed to the variation in the canopy complexity. The insects and arachnids that live on *S. johnstonii* (shrub of intermediate complexity) showed the highest taxonomic diversity. This is probably related to the particular architecture of *S. johnstonii* that determines in part a more beneficial microhabitats for arthropods. In addition, the more heterogeneous spatial distribution of *S. johnstonii* could increase colonization by arthropods from the surrounding vegetation patches. On the other hand, the assemblage associated to *C. avellanae*, despite of its lower diversity, was the most particular among the three shrub species. The predators showed a more marked pattern, decreasing their abundance when the shrubs canopy became more complex. This was mainly related to changes in the abundance of Anyphaenidae, a dominant predator in the arthropod assemblages. A similar pattern was evidenced by the detritivores (mainly Psocidae), whereas the positive relation among the main families of Hemiptera and the variables associated with higher canopy complexity, would explain the increase in the abundance of sap-sucking insects on the shrub *L. divaricata*.

In conclusion, this thesis showed that environmental heterogeneity is one of the most important factors for the shrub-dwelling arthropod assemblages in the southern Monte. On the other hand, grazing disturbance has not a significant impact on these communities. This work highlights the relevance of shrub-arthropod interaction as a important component of the regional biodiversity. Considering the key roles of insects and arachnids in arid ecosystems, the information provided by this thesis constitutes a valuable tool for the development of conservation and management plans for the southern Monte.

**Keywords:** insects, arachnids, southern Monte, shrubs, diversity, grazing, environmental heterogeneity.

# **Capítulo 1: introducción, objetivos e hipótesis**

La provincia Fitogeográfica del Monte (en adelante nombrada simplemente “Monte” o “Desierto del Monte”) constituye una de las principales regiones áridas de la Argentina. Ocupa aproximadamente 460.000 km<sup>2</sup> y se desarrolla desde la provincia de Salta hasta la del Chubut, desde el pie de la Cordillera de los Andes hasta la costa atlántica (Rundel et al., 2007). El Desierto del Monte posee al menos el 30 % de su biota endémica, siendo los insectos y arácnidos uno de los componente más abundantes y de mayor diversidad (Roig et al., 2009; Baldi et al., 2017; Cheli y Martínez, 2017). Estos organismos en el Monte, al igual que en la mayoría de los ecosistemas terrestres, intervienen en procesos claves como por ejemplo la polinización, la dispersión de semillas y los ciclos de nutrientes (Scudder, 2009; Schowalter, 2016). Sin embargo, la importancia ecológica de los artrópodos se incrementa aun más en los ambientes áridos, ya que al ser menos sensibles a la escasa disponibilidad de agua y a las condiciones térmicas extremas que otros grupos animales (Polis, 1991; Heatwole, 1996; Andersen y Majer, 2004), constituyen una de las principales vías para el flujo de materia y energía (Whitford, 2000). Al mismo tiempo, las comunidades de artrópodos configuran una excelente herramienta de monitoreo ambiental ya que, además de ser diversas y fáciles de muestrear, presentan ciclos de vidas cortos y altas tasas reproductivas. Esto minimiza el período de tiempo entre los cambios ambientales y la respuesta de las poblaciones a las nuevas condiciones (Rango, 2005; Cheli, 2009; Chillo et al., 2015; Baldi et al., 2017)

La vegetación del Monte está dominada por especies arbustivas (Rundel et al., 2007), las cuales representan una fuente importante de microambientes, recursos y sitios de refugio y oviposición para los artrópodos (Sanchez y Parmenter, 2002; Mazía et al., 2006; Li et al., 2013). La disposición espacial de los parches de vegetación y las diferencias estructurales entre los arbustos, además de determinar en parte la heterogeneidad ambiental característica del Desierto del Monte (Bisigato et al., 2009), influyen a las comunidades de animales que viven en estrecha relación con la vegetación arbustiva (Debandi, 1999; Rundel et al., 2007). En este contexto, la estructura física o arquitectura vegetal es un determinante importante de las comunidades de artrópodos que habitan en el canopeo (Huffman et al., 2009; Spears y MacMahon, 2012), siendo además una de las variables menos estudiadas en comparación con otras características (e.g. defensas anti-herbívoros y composición química) (Marquis et al., 2002).

Si bien la arquitectura vegetal es un concepto amplio con muchas aristas (ver Schoonhoven et al., 2005), el tamaño y la densidad de ramificación son dos estimaciones comúnmente utilizadas como indicadores de esta variable a escala de individuos (Bell et al., 1991; Spears y MacMahon, 2012). En este sentido, se ha postulado que los ejemplares más altos y con un canopy menos denso (mayor separación entre sus ramas) presentan una mayor heterogeneidad tanto vertical como horizontal, constituyendo un ambiente estructuralmente más complejo que provee a los insectos y arácnidos mayor cantidad de microhábitats, variedad de recursos alimenticios y fuentes de refugio tanto frente a condiciones climáticas adversas como a predadores (Lawton, 1983; Langelotto y Denno, 2004; Rudgers y Whitney, 2006; Obermaier et al., 2008; van Klink et al., 2015). Esto beneficia la coexistencia, reproducción y supervivencia de un mayor número de taxones, incrementando la abundancia y diversidad de los ensamblajes que habitan sobre canopeos de mayor complejidad (Denno y Roderick, 1991; Schowalter, 2016).

Por otra parte, una gran proporción del territorio del Desierto del Monte se encuentra afectado por procesos de degradación asociados con la actividad humana (Rostagno et al., 2006; Villagra et al., 2009). Desde hace aproximadamente 200 años, como consecuencia de la colonización y el desarrollo económico, el incremento en la frecuencia de incendios, el pastoreo por ganado doméstico y la deforestación se han convertido en los principales disturbios antrópicos de la región (Rostagno et al., 2006). En este contexto, el pastoreo, principalmente ovino, es la actividad económica de mayor extensión en el Monte (Vilela et al., 2009). El disturbio ambiental ocasionado por el ganado incrementa la erosión y el empobrecimiento de los suelos a través de la pérdida de importantes recursos edáficos (Bisigato et al., 2008). Además, la remoción del tejido vegetal por parte de las ovejas disminuye el vigor de las plantas, conduce a la reducción de la cobertura vegetal y eventualmente produce la fragmentación de los parches de vegetación (Bisigato y Bertiller, 1999).

El disturbio que genera el pastoreo puede afectar también a los artrópodos ocasionando variaciones en la estructura de sus comunidades tanto por mortalidad directa (e.g. pisoteo y consumo accidental durante el forrajeo) como por vías indirectas a través de cambios en la cantidad y calidad de los recursos, modificaciones del hábitat y alteraciones de las



interacciones bióticas (Barrett y Stiling, 2007; Tadey, 2015; van Klink et al., 2015). Esto puede afectar la supervivencia de determinados taxones de artrópodos (van Noordwijk et al., 2012; Vanbergen et al., 2014; Pol et al., 2017), llevando a una disminución en sus abundancias y a un descenso general en la biodiversidad de los ensambles de insectos y arácnidos (Kruess y Tscharntke, 2002; van Klink et al., 2015). Entonces, este disturbio puede modificar la estructura de las comunidades de artrópodos, alterando de esta manera también los procesos ecosistémicos en los cuales estos organismos intervienen (Sylvain y Wall, 2011; Prather et al., 2013; Schowalter, 2016).

Si bien el conocimiento de los insectos y arácnidos en el noreste de la región patagónica ha mejorado mucho en los últimos años (Dellapé y Cheli, 2007; Carpintero et al., 2008; Cheli, 2009; Ojanguren-Affilastro y Cheli, 2009; Cheli et al., 2010, 2013, 2016a; Cheli y Corley, 2010; Carrara et al., 2011; Flores et al., 2011; Martínez, 2013; Martínez Román, 2014; Dellapé et al., 2015; Baldi et al., 2017; Cheli y Martínez, 2017), todos estos antecedentes se refieren exclusivamente a artrópodos de hábitos epigeos. Por el contrario, es muy limitado lo que se sabe acerca de la ecología de los artrópodos que viven asociados al canopeo arbustivo en la porción sur del Monte (Monte Austral).

El objetivo general de esta tesis fue analizar el efecto que el pastoreo ovino y la arquitectura de la vegetación tienen sobre las comunidades de artrópodos que habitan en tres especies arbustivas representativas del Monte Austral. En relación a este objetivo general, se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- Describir desde un punto de vista taxonómico y funcional a los ensambles de artrópodos asociados a tres especies de arbustos nativos y representativos de la región.
- Evaluar y describir el efecto del pastoreo ovino sobre la composición taxonómica y funcional de los ensambles de artrópodos en las diferentes especies de arbustos estudiadas.
- Relacionar los cambios en la estructura taxonómica y funcional de los ensambles de artrópodos con las principales características arquitectónicas de los arbustos hospedadores.

Durante el desarrollo de esta tesis se pusieron a prueba las siguientes hipótesis que permitieron cumplir con los objetivos propuestos:

- Las tres especies de arbustos están asociadas a ensambles de insectos y arácnidos bien diferenciados y característicos de cada una.
- El disturbio por pastoreo ovino tiene un impacto negativo sobre los ensambles de artrópodos asociados a los arbustos. En este sentido, se espera que los ensambles asociados a sitios con mayor intensidad de pastoreo sean menos diversos que aquellos asociados a sitios menos disturbados.
- La complejidad en la arquitectura de la vegetación tiene un efecto positivo sobre los ensambles de insectos y arácnidos, esperando que aquellos arbustos con una estructura más compleja sustenten a un ensamble de artrópodos más abundante y diverso.

De esta forma, aquí se aborda por primera vez el estudio ecológico de los ensambles de insectos y arácnidos que habitan sobre arbustos del Monte Austral. El presente trabajo permitirá obtener un conocimiento integral acerca de la respuesta de estos ensambles a un disturbio antrópico de importancia regional y a la heterogeneidad ambiental natural representada por las diferencias arquitectónicas entre los arbustos hospedadores. Este tipo de enfoques resulta primordial para comprender la relación entre la diversidad y los distintos factores que determinan la composición y dinámica de las comunidades biológicas (Pryke y Samways, 2012), constituyendo una valiosa herramienta para el desarrollo de estrategias de conservación de la biodiversidad del Monte.

## **Capítulo 2: metodología general**

## Área de estudio

La Provincia Fitogeográfica del Monte se extiende desde los 24°35'S (Salta) hasta los 44°20'S (Chubut) y desde 69°50'O hasta los 62°54'O en la Costa Atlántica. Abarca zonas de llanuras, mesetas, piedemontes y abanicos aluviales. Climáticamente es una región árida y semiárida, con una temperatura media entre los 13° y 15,5°C (Rundel et al., 2007) y precipitación media anual menor a 250 mm concentrada en verano o distribuida uniformemente a lo largo del año (Bisigato et al., 2016). La vegetación típica del Monte se caracteriza por estepas arbustivas dominadas por especies de Zygophyllaceae (León et al., 1998; Rundel et al., 2007) (Figura 2.1).

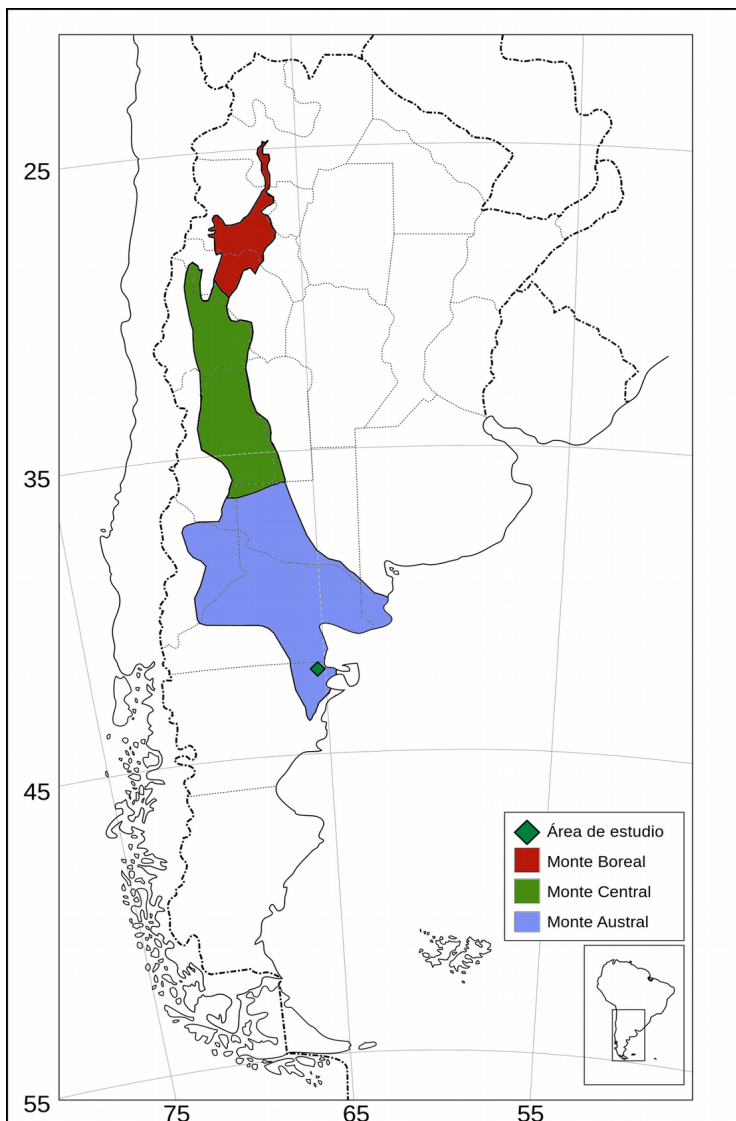


Figura 2.1: principales unidades ambientales de la Provincia Fitogeográfica del Monte (basado en León et al., 1998 y Rundel et al., 2007) y área de estudio donde se desarrolló el trabajo de tesis.

El presente trabajo se realizó en el noreste de la región patagónica, a 35 km al norte de la ciudad de Puerto Madryn, en la provincia del Chubut. El área de estudio se encuentra ubicada en la porción sur de la Provincia Fitogeográfica del Monte tipificada como Monte Austral (León et al., 1998). Esta región constituye el área natural de mayor extensión dentro del Monte, abarcando desde el sur de Mendoza hasta el centro-este de Chubut (Rundel et al., 2007) (Figura 2.1).

El tipo de vegetación predominante son las estepas de *Larrea divaricata* Cav. y *Stipa* spp. Las cuales se encuentran constituidas por: un estrato arbustivo alto (1-3 m) dominado principalmente por *Larrea divaricata*, *Condalia microphylla* Cav., *Schinus johnstonii* Barkley, *Chuquiraga erinacea* D. Don subsp. *hystrix* (Don) C. Ezcurra y *Lycium chilense* Miers ex Bert.; y un estrato arbustivo intermedio (0,5-1,2 m) representado por *Atriplex lampa* Gill. Ex Moq. y *Chuquiraga avellanadae* Lorentz; y un estrato bajo (0,1-0,5 m) dominado por subarbustos como *Junellia seriphioides* (Gillies & Hook.) Mold., *Nassauvia fuegiana* (Speg.) Cabr. y *Acantholippia seriphioides* (A. Gray) Mold. Los pastos perennes forman un estrato inferior donde dominan *Nassella tenuis* (Phil.) Barkworth, *Jarava speciosa* (Trin. & Rupr.) Peñailillo y *Poa ligularis* Nees ex. Steud (León et al., 1998; Campanella, 2009) (Figura 2.2).



Figura 2.2: aspecto general de la vegetación predominante en el área de estudio.

La cobertura vegetal aérea del Monte Austral oscila entre 20-40% (León et al., 1998) y muestra una estructura en forma de parches isodiamétricos constituidos por arbustos, subarbustos y pastos perennes, alternando con áreas de tamaño variable que carecen de cobertura vegetal o bien están colonizadas por matas dispersas de pastos perennes o subarbustos (Bisigato y Bertiller, 1997; Ares et al., 2003). Los parches de vegetación son considerados estructuras claves en la dinámica ecosistémica de la región (Bisigato et al., 2009) ya que generan condiciones microclimáticas particulares atenuando la radiación solar, las variaciones térmicas, e incrementando la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo (Rundel et al., 2007). A una mayor escala espacial, la disposición de la vegetación en parches genera un patrón en forma punteada lo cual constituye una de las principales características del Monte Austral (Bisigato et al., 2009).

### **Diseño de muestreo**

En los ambientes áridos existe un fuerte dependencia de la disponibilidad de agua para la producción ganadera, y la provisión de este recurso en fuentes artificiales (aguadas, bebederos, lagunas, etc) es una práctica generalizada en los establecimientos rurales (Chillo et al., 2015). La necesidad de beber regularmente incrementa la intensidad de uso de las áreas cercanas a las fuentes de agua, conduciendo a que la presión de pastoreo dentro de los cuadros (unidades espaciales de manejo) no sea homogénea (Ares et al., 2003) y al desarrollo de gradientes crecientes de intensidad de pastoreo al disminuir la distancia al agua (Todd, 2006). Estos gradientes o piósferas, ofrecen un diseño experimental adecuado para evaluar el efecto de este disturbio antrópico sobre las comunidades biológicas o ecosistemas de ambientes áridos (Cheli, 2009; Cheli et al., 2016b).

Para este trabajo se seleccionaron cuatro cuadros pertenecientes a tres establecimientos ganaderos, localizados en una planicie y relativamente próximos entre sí con el objetivo de evitar la influencia de variables como la topografía y el tipo de suelo (Bisigato et al., 2013). En tres de los cuadros, con la carga ganadera usual para la región de 0,1-0,2 ovejas/hectárea (Bisigato et al., 2016) y con piósferas ovinas desarrolladas, se establecieron dos sitios de muestreo en cada cuadro: uno cercano a la aguada (ubicado entre 50 y 100 m) donde la intensidad de pastoreo fue mayor y otro a una distancia de

1500 m donde la intensidad de disturbio fue intermedia. El cuarto cuadro, ubicado en otro establecimiento ganadero lindero, estuvo al momento de realizar este estudio más de siete años clausurado al pastoreo ovino y en él se ubicaron otros tres sitios de muestreo. De esta manera, en total se realizaron muestreos en nueve sitios, tres en condiciones de alta intensidad de disturbio, tres en condiciones intermedias y tres sin pastoreo (Figura 2.3).

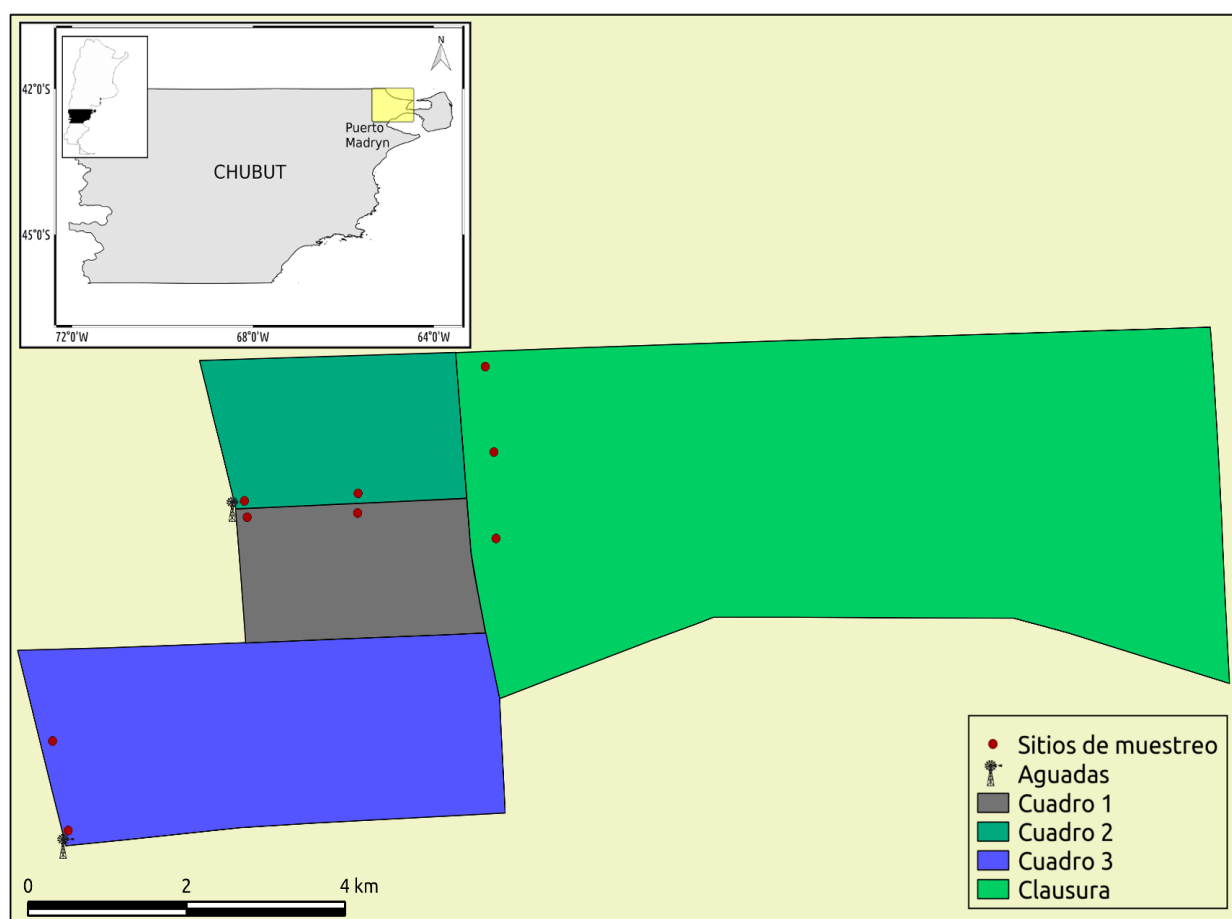


Figura 2.3: localización de los cuadros y los sitios de muestreo.

### **Especies vegetales**

Para esta tesis se seleccionaron tres de las especies de arbustos siempre-verdes más representativas del área (Bisigato et al., 2016) y que presentan diferencias marcadas en cuanto a su arquitectura.



**“Quilembay” (*Chuquiraga avellanedae*):** Es un arbusto de 0,5 a 1 m de altura, característico de la Provincia Fitogeográfica Patagónica pero también bastante abundante en la porción sur de la Provincia Fitogeográfica del Monte. Tiene raíces profundas de más de 1 m, forma hemisférica y posee hojas bastante densas, coriáceas de forma ovalado-lanceolada con tres espinas (Campanella, 2009) (Figura 2.4).



Figura 2.4: aspecto general de un individuo de quilembay.

**“Molle” (*Schinus johnstonii*):** especie de 0,5 a 1,5 m de altura, de forma achaparrada, con ramas espinescentes, rígidas y en ángulo recto con las ramas principales (Figura 2.5).



Figura 2.5: aspecto general de un ejemplar de molle.



**“Jarilla” (*Larrea divaricata*):** arbusto de hasta 3 m de alto, con ramificación abierta de tallos leñosos y cilíndricos. Generalmente con aspecto de cono invertido. Es una especie con desarrollo radical profundo (3 m de profundidad).



Figura 2.6: aspecto general de un individuo de jarilla.

Si bien las tres especies de arbustos son consideradas de bajo valor forrajero, sus brotes y frutos son consumidos con similar preferencia por el ganado ovino en situaciones desfavorables como las sequías o cuando disminuye la disponibilidad de alimentos más palatables (e.g. pastos perennes) (Kröpfl y Villasuso, 2012; Bär Lamas et al., 2013).

### **Puesta a punto de la metodología de muestreo de artrópodos**

La realización de esta tesis implicó el primer muestreo sistemático de la comunidad de artrópodos asociados a arbustos nativos del Monte Austral. Es por esto que previamente se llevó a cabo un estudio preliminar para optimizar la metodología de muestreo de artrópodos, determinando el esfuerzo de muestreo adecuado para contemplar una proporción representativa del ensamble y, optimizando el tiempo de procesamiento en el laboratorio.

Durante febrero de 2014, en uno de los establecimientos rurales donde se llevo a cabo esta tesis, se seleccionaron 20 ejemplares de cada especie de arbusto y en cada uno se recolectaron los artrópodos empleando el método de golpeteo de la vegetación (ver

detalles en la sección muestreos de artrópodos). Luego, en el laboratorio, se contabilizó el número de familias de insectos y arácnidos presentes en cada uno de los ejemplares de arbustos. A partir de estos datos se construyó una curva de rarefacción de la “completitud” del muestreo (“sample coverage”) en función del número de ejemplares de arbustos considerados (Magurran y McGill, 2011; Chao y Jost, 2012; Chao et al., 2014a). El porcentaje de completitud estima la proporción de individuos de un ensamble que pertenecen a los taxones representados en la muestra. El porcentaje restante indica la proporción del ensamble que no fue muestreado (Chao y Jost, 2012; Murillo-Ramos et al., 2016). Luego utilizando el marco teórico desarrollado para la extrapolación-interpolación de las curvas de rarefacción (Colwell et al., 2012; Chao et al., 2014b) se extrapoló la curva hasta el doble del tamaño muestral (40 arbustos). Para una descripción más detallada ver sección de diversidad y riqueza de ensambles en los análisis estadísticos.

Como resultado, se determinó que el muestreo de cinco ejemplares de arbustos resultó en un porcentaje de completitud mayor al 80 % para dos de las especies vegetales (quilembay y jarilla), mientras que para el molle fue del 69 % (Figura 2.7). Considerando además que el tiempo de procesamiento de cada muestra en el laboratorio fue aproximadamente de tres horas, finalmente se decidió que un tamaño muestral de cinco arbustos resultaría apropiado para desarrollar la presente tesis basándose en un elevado porcentaje de completitud del muestreo y cumpliendo con los plazos estipulados.

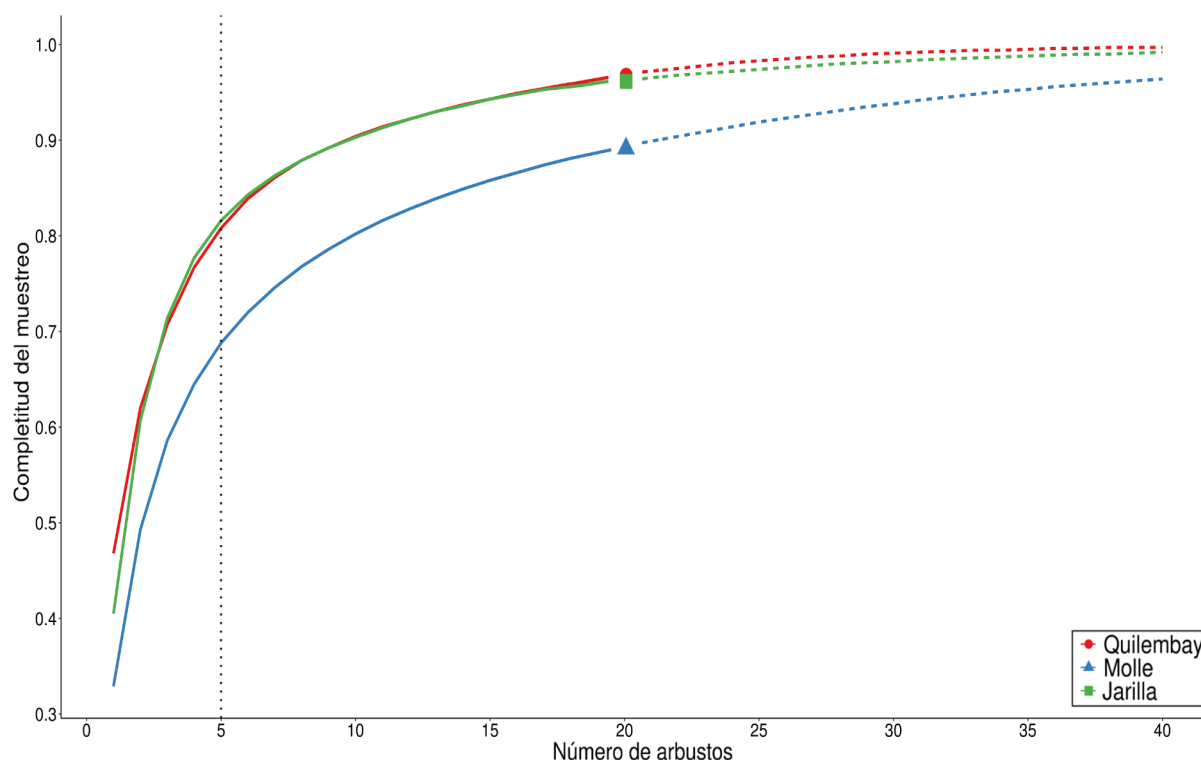


Figura 2.7: curva del porcentaje de completitud del ensamble en función del esfuerzo de muestreo (número de arbustos) para los tres arbustos. La línea continua indica la interpolación por debajo del tamaño muestral original y la discontinua la extrapolación. Con línea punteada vertical se señala el tamaño muestral elegido.

## Muestreos de artrópodos

Teniendo en cuenta los resultados de la puesta a punto del muestreo anteriormente mencionado, en cada sitio de estudio se seleccionaron cinco arbustos de cada especie (de tamaño y forma similar), haciendo un total de 135 arbustos por evento de muestreo. Para la recolección de artrópodos se utilizó el método de golpe con paraguas entomológico o red (Triplehorn et al., 2005). Éste consistió en un copo de 65 cm de diámetro que se colocó bajo la vegetación mientras que con una vara se agitó la planta situada inmediatamente por encima, dando aproximadamente 20 golpes. En cada evento de muestreo se eligieron diferentes individuos de arbustos con el objetivo de lograr independencia entre las estimaciones. Los insectos y arácnidos recolectados en cada arbusto fueron inmediatamente depositados en una bolsa de polietileno de 80x110 cm y rociados con alcohol al 70 %, principalmente para evitar que las arañas y otros artrópodos predadores consuman parte del material recolectado. Las muestras fueron etiquetadas y almacenadas al final del día en cámara fría (a -18 °C) hasta el momento del procesado y

la determinación taxonómica. Los muestreos se realizaron durante dos temporadas sucesivas (2014-15 y 2015-16) en primavera y verano respectivamente (cuatro eventos de muestreo = 540 arbustos muestreados), ya que se ha demostrado que estas estaciones son las de mayor actividad para los artrópodos asociados a arbustos de ambientes áridos (Debandi, 1999; Rango, 2005; Sanford y Huntly, 2010). Los muestreos se realizaron en la franja horaria de 9 a 17 hs.

### **Procesamiento y determinación taxonómica de los artrópodos**

En primera instancia cada muestra fue subdividida en cajas de Petri y los artrópodos recolectados fueron separados del material vegetal bajo lupa binocular.

La determinación taxonómica se efectuó con claves dicotómicas (Triplehorn et al., 2005; Claps et al., 2008; Roig-Juñent et al., 2014a; b), consultando a especialistas y comparando con el material ya identificado alojado en la Colección Entomológica del Instituto Patagónico para el Estudio de los Ecosistemas Continentales (IPEEC CONICET-CENPAT). La identificación se realizó al más bajo nivel taxonómico posible, siendo la gran mayoría del material determinado a nivel de familia y aproximadamente el 30 % de los taxones a nivel de género. Los insectos y arácnidos fueron almacenados en microtubos Eppendorf con alcohol 70 % y depositados en la colección entomológica del IPEEC (CONICET-CENPAT).

Debido a su dificultosa determinación, los estadios juveniles de insectos holometábolos (larvas) no fueron consideradas en los análisis desde una perspectiva taxonómica. Por otro lado, se excluyó a los adultos de los órdenes Diptera y Lepidoptera dado que la metodología utilizada puede provocar grandes sesgos en el muestreo de estos insectos (Buffington y Redak, 1998).

### **Estructura trófica de los ensambles**

El estudio de las comunidades desde una perspectiva trófica resulta clave para predecir y modelar los cambios en las comunidades frente a variaciones ambientales, y para realizar un adecuado manejo y conservación de la biodiversidad (Wilson, 1999; Stroud et al., 2015). Este estudio se efectuó utilizando el concepto de gremio trófico, según el cual cada

gremio incluye a aquellos taxones que explotan los recursos alimenticios de forma similar sin importar sus relaciones taxonómicas (Root, 1967; Verhoef y Morin, 2010).

Los insectos y arácnidos recolectados fueron asignados a los siguientes gremios tróficos de acuerdo a sus hábitos alimenticios generales (siguiendo a Triplehorn et al., 2005 y Schowalter, 2016):

- Detritívoros: consumidores de materia muerta, tanto de origen animal como vegetal.
- Folívoros: se alimentan de hojas y brotes vivos por medio de un aparato masticador.
- Parasitoides: requieren de un solo hospedador, al cual matan, para completar su ciclo de vida.
- Predadores: aquellos que capturan y se alimentan de otros animales.
- Succionadores de savia: se alimentan de líquidos de vegetales vivos a través de un aparato bucal succionador.

Las larvas de Lepidoptera, aunque no pudieron ser asignadas a una familia en particular, fueron incluidas en los análisis a nivel de gremios tróficos ya que se conocían sus hábitos alimenticios (Cagnolo et al., 2002). Las hormigas fueron excluidas del análisis debido a su amplia variedad de hábitos que hace inadecuada su asignación a los gremios antes definidos (Hoffmann y Andersen, 2003; Cheli, 2009).

### **Análisis Estadísticos**

La correcta identificación de los taxones a nivel específico es una limitante importante en los análisis a nivel comunitario (Caruso y Migliorini, 2006). Este impedimento se torna más importante cuando se trabaja con ensamblajes tan diversos como los artrópodos terrestres, sobre todo en regiones donde el conocimiento taxonómico de los invertebrados es escaso como sucede en la Patagonia (Grismado, 2007; Lin et al., 2012). En este contexto, se ha recomendado que el nivel de familia es suficientemente adecuado para estudiar la biodiversidad de artrópodos terrestres cuando su conocimiento taxonómico es limitado, ya que en general los patrones de respuesta de los ensamblajes frente a diferentes factores no cambian entre niveles (Especie-Género-Familia) (Báldi, 2003; Timms et al., 2013). Esto es

particularmente importante en trabajos asociados a la conservación y el desarrollo de planes de manejo de la biodiversidad, donde el tiempo de obtención de los resultados es un factor condicionante (Timms et al., 2013). Así, en el presente trabajo de tesis se decidió desarrollar los análisis al nivel taxonómico de familia.

#### *Análisis de la estructura de los ensambles de artrópodos.*

La visualización de los patrones de variación en los ensambles de artrópodos, se llevó a cabo mediante escalamientos multidimensionales no métricos (NMDS) en dos dimensiones. El propósito de esta técnica es construir un ordenamiento de las muestras en función de la similitud en la composición de los ensambles asociadas a ellas (Clarke y Warwick, 2001; Legendre y Legendre, 2012). El ordenamiento se basó en una matriz de similitud biológica, empleando como medida de distancia al índice de Bray-Curtis aplicado sobre las abundancias de los taxones (Legendre y Legendre, 2012). Las abundancias no fueron transformadas antes de los análisis ya que la diferencia de magnitud entre los conteos de los taxones no fue tan marcada y se prefirió mantener la estructura original de la matriz (Clarke y Warwick, 2001). El NMDS tiene asociada una medida de la bondad de la representación bidimensional denominada *stress*. Como regla general se considera que valores de esta medida por debajo de 0,2 se corresponden con una representación adecuada (Clarke y Warwick, 2001).

La significancia estadística de los patrones hallados en los ordenamientos NMDS fue evaluada mediante Análisis Permutacionales de la Varianza, PERMANOVA (Anderson, 2001). Esta prueba permite comparar ensambles en función de variables explicativas (factores) basándose en medidas de distancias (matrices biológicas de similitud/disimilitud). PERMANOVA, al no estar basado en rangos, se puede aplicar a una gran variedad de diseños experimentales (como los diseños de bloques aleatorizados y anidados). Además este análisis es menos sensible a la dispersión o varianza dentro de los grupos a comparar (Anderson y Walsh, 2013), lo cual resulta muy ventajoso frente a otros tipos de pruebas estadísticas similares. Antes de efectuar cada PERMANOVA se evaluó la homogeneidad de varianza multivariada o dispersión y el número de las permutaciones se fijó en 999. Cada PERMANOVA fue realizado utilizando la misma matriz de similitud empleada en su respectivo NMDS.

Los NMDS se realizaron utilizando la función *metaMDS* (), la matriz de similitud se construyó con *vegdist* (), los PERMANOVAs con la función *adonis* () y la homogeneidad de varianza multivariada se testeó mediante *betadisper* (). Todas estas funciones están incluidas en el paquete *vegan* de R (Oksanen, 2015).

#### *Análisis de taxones indicadores.*

El uso de taxones indicadores es particularmente útil en monitoreos ambientales relacionados con la conservación de la biodiversidad o manejo ecológico (De Cáceres, 2013). Los indicadores son seleccionados sobre la base de su respuesta al estado biótico o abiótico del ambiente, si proveen evidencia del impacto de cambios ambientales o predicen la diversidad de otras especies, taxones o comunidades en un determinado área. Dentro de las múltiples aproximaciones estadísticas desarrolladas para la determinación de indicadores, el índice IndVal propuesto por Dufrêne y Legendre (1997) es una de las más utilizadas. Este método calcula la asociación entre los taxones y los sitios de muestreo clasificados en determinados grupos (según el diseño de muestreo, grado de disturbio, tipo de hábitat, etc.) y luego devuelve los mayores valores de la asociación taxón-sitio (Borcard et al., 2011). El valor del índice es máximo (1) cuando todos los individuos de un determinado taxón son observados en todos los sitios de un determinado grupo (Legendre y Legendre, 2012). La significancia estadística de estas asociaciones se puede testear mediante permutaciones (De Cáceres, 2013).

En la presente tesis se utilizó la modificación del índice IndVal realizado por De Cáceres et al. (2012). Esta modificación permite obtener, además de los valores individuales, un valor de indicador para combinaciones entre taxones, lo cual en muchos casos aporta mayor información ecológica (De Cáceres, 2013). Las combinaciones encontradas como indicadoras no necesariamente implican un grado de correlación entre las abundancias sino que la presencia conjunta de esos taxones es un buen indicador de por ejemplo un determinado ambiente, comunidad o grado de disturbio (Legendre y Legendre, 2012).

Los análisis se realizaron con la función *multipatt* () del paquete *indicspecies* (De Cáceres, 2013). Las permutaciones se fijaron a 999 y el máximo de combinaciones fue de tres familias en forma conjunta, reportándose sólo aquella combinación con el mayor valor

como indicador. Para el caso de las familias individuales, se eligieron aquellas con un valor de índice mayor a 0,5.

#### *Análisis de los gremios tróficos y de los principales taxones*

La respuesta de las abundancias de los gremios tróficos frente al disturbio por pastoreo ovino o la especie de arbusto hospedador (efectos fijos) se analizó mediante modelos lineales generalizados (GLM). En este caso, como la variable respuesta está basada en conteos, se utilizó la función de distribución de Poisson (función link = log) para construir los modelos. Cuando la dispersión de los datos fue muy elevada, se utilizó la distribución binomial negativa (función link = logit) (Zuur et al., 2009). Además, se emplearon modelos GLM contruidos de manera similar para analizar la variación en la abundancia de los taxones más dominantes en función de los distintos factores considerados en la tesis.

La significancia de los modelos se evaluó a través del análisis de la devianza en comparación a los correspondientes modelos nulos con la función *anova()* (Zuur et al., 2009). En aquellos casos donde los modelos resultaron significativos, se realizaron los contrastes pareados mediante la prueba Tukey HSD (Hothorn et al., 2008). Para la construcción de los GLMs se utilizaron los paquetes lme4 (Bates et al., 2015) y glmmADMB (Skaug et al., 2016), para realizar los contrastes pareados se usó el paquete multcomp (Hothorn et al., 2008) y para probar la sobredispersión de los datos se utilizó el paquete aods3 (Lesnoff y Lancelot, 2013).

#### *Diversidad y riqueza de los ensambles.*

La forma de estimar la diversidad de un ensamble es una de las problemáticas de mayor debate actual en la ecología de comunidades (Jost et al., 2010; Chao y Jost, 2012). Sin embargo, recientemente se ha llegado a un consenso de que los números de Hill o número efectivo de taxones constituyen, actualmente, la manera más apropiada para cuantificar la diversidad (Ellison, 2010). Así, en esta tesis los índices de riqueza y diversidad fueron derivados a partir de los números de Hill.



Se pueden mencionar una serie de ventajas de los números de Hill sobre otras medidas de diversidad (Chao et al., 2014a):

- Cumplen con el principio de duplicidad: si N ensambles del mismo tamaño e igualmente diversos son sumados, la diversidad de un ensamble que resulta de la suma de estos N ensambles es N veces la diversidad de los ensambles individuales. Esto permite comparar directamente los valores de diversidad y decir cuánto más diverso es un ensamble con respecto al otro.
- Todos los índices son expresados en una misma unidad intuitiva conocida como número efectivo de taxones. Se refiere a la cantidad de taxones igualmente abundantes que se requiere para obtener un determinado valor de diversidad.
- Índices tradicionales como los de Shannon-Wiener o Simpson puede ser fácilmente transformables en números de Hill.

Los índices se derivan a partir de la siguiente ecuación:

$${}^q D = \left( \sum_{i=1}^s p_i^q \right)^{1/(1-q)}, \quad q \geq 0, q \neq 1$$

Donde :

s = número de taxones en el ensamble.

$P_i$  =proporción del taxón i en el ensamble

El valor  $q = 0$  equivale a la riqueza de taxones. El límite de  $q$  tendiendo a 1 equivale al exponencial del índice de Shannon o número efectivo de taxones.

La comparación de los índices de diversidad anteriormente mencionados se realizó mediante el marco teórico desarrollado por Chao et al. (2014b), donde se unifican los conceptos de los números de Hill con las curvas de rarefacción/extrapolación. Uno de los principales sesgos que tienen las estimaciones de diversidad es su dependencia del tamaño muestral (por ejemplo el problema de la no detección de las especies raras). Las curvas de rarefacción, al interpolar o extrapolar los índices a un tamaño muestral estandarizado (ya sea número de muestras o de individuos), se independizan del n y constituyen una excelente herramienta para la comparación de la riqueza y diversidad de los ensambles (Colwell et al., 2012; Gotelli y Ellison, 2013). Además Chao et al. (2014b) desarrollaron las estimaciones de los intervalos de confianza para los distintos números

de Hill, lo cual permite evaluar la significancia gráficamente a través del solapamiento o no de los intervalos en la curva. Para este análisis en particular, los datos considerados son el resultado de la suma de ambos años de muestreo.

Los cálculos de los índices y su comparación estadística por medio de curvas de rarefacción se realizaron utilizando el paquete iNEXT (Hsieh et al., 2016). Siguiendo las sugerencias de los autores del paquete, cada curva se extrapoló hasta el doble del tamaño muestral (número de individuos). Los intervalos de confianza se construyeron mediante la técnica *bootstrap* (50 remuestreos).

# **Capítulo 3: descripción general de los ensamblajes de artrópodos, variación temporal y caracterización de la arquitectura de los arbustos hospedadores**

## Introducción

Aproximadamente el 30 % de las especies de artrópodos son habitantes exclusivos del canopeo (Yi, 2003), constituyendo una elevada proporción de la biodiversidad a nivel global (Valencia-Cuevas y Tovar-Sánchez, 2015). La información acerca de las comunidades de insectos y arácnidos que habitan sobre la vegetación arbustiva de ambientes desérticos es muy limitada (Schowalter, 2016). Algunos trabajos realizados en distintos ecosistemas áridos (ver Whitford, 2002), han encontrado que las comunidades de artrópodos del canopeo generalmente están dominadas por insectos fitófagos. En este contexto, se destaca la gran proporción de la biomasa total atribuida a los succionadores de savia (principalmente hemípteros). A su vez, es característica la elevada abundancia de herbívoros masticadores, representados por coleópteros (fundamentalmente Chrysomelidae y Curculionidae) y larvas de lepidópteros. También se ha asignado aproximadamente un 15 % de la biomasa total de artrópodos de canopeo a las arañas y avispas parasitoides (Schowalter, 1996). Patrones similares a estos fueron hallados por Debandi (1999), quién principalmente realizó una descripción detallada de la composición y la variación temporal de los ensambles asociados a dos especies de jarillas (*Larrea* spp.) en el Monte Central.

Al mismo tiempo, la estacionalidad afecta en gran medida a los patrones de diversidad de las comunidades naturales en respuesta a los disturbios antrópicos y la heterogeneidad ambiental (Rollin et al., 2015; Dalerum et al., 2017). Varios estudios han demostrado que la estructura de los ensambles de insectos y arácnidos asociados a arbustos de ambientes áridos varían estacionalmente (Debandi, 1999; Rango, 2005; Schoonhoven et al., 2005; Sanford y Huntly, 2010). De esta manera, dado que los muestreos planteados para esta tesis se desarrollaron en dos estaciones climáticas durante dos años diferentes, ignorar estas variables temporales podría afectar de manera importante a los resultados y conclusiones del trabajo.

Los objetivos de este capítulo fueron: 1- describir desde una perspectiva taxonómica y funcional (gremios tróficos) a la comunidad de artrópodos asociada al canopeo de las especies arbustivas estudiadas; 2- Realizar un análisis general tanto de la estructura comunitaria de ensambles de artrópodos como de las principales características

arquitectónicas de los arbustos en función de los principales factores espaciales y temporales incluidos en esta tesis; y 3- Describir la variación estacional de la comunidad de artrópodos del canopeo.

## **Materiales y métodos**

### *Abundancias de artrópodos*

La comunidad de insectos y arácnidos se describió en función de las abundancias relativas tanto al nivel taxonómico de orden como de familia, calculadas como porcentajes respecto al total de los ejemplares capturados.

### *Estructura trófica*

La comunidad de artrópodos también fue estudiada en términos tróficos (en función de sus hábitos alimentarios) asignando a todos los taxones recolectados a alguno de los siguientes gremios: Detritívoros, Folívoros, Parasitoides, Predadores ó succionadores de savia. Luego, se calcularon las abundancias y riquezas relativas de cada gremio trófico (expresadas como porcentajes respecto al número total de individuos y de familias por estación respectivamente) y se testearon las diferencias entre estas proporciones mediante el estadístico  $\chi^2$ . En aquellos casos donde el test resultó significativo, se realizaron las comparaciones de a pares entre gremios, aplicando la corrección de Bonferroni al nivel de significancia ( $\alpha' = \alpha/10 = 0,005$ ) (Zar, 2010).

### *Comunidad de artrópodos en relación a los factores espaciales y temporales*

Según el diseño de experimental adoptado, los datos obtenidos en los muestreos incluyen cuatro fuentes importante de variación: dos espaciales (especie de arbusto hospedador e intensidad de pastoreo) y dos temporales (año de muestreo y estación climática). Así, en primera instancia se decidió analizar la importancia relativa de cada uno de estos factores sobre la estructura de los ensambles de artrópodos. Para lo cual se realizó un análisis PERMANOVA a la matriz de similitud comunitaria completa en función de los cuatro factores.

### *Ensambls de artrópodos y variación estacional*

Las posibles diferencias en los ensambles de artrópodos al nivel taxonómico de familia entre primavera y verano se estudiaron mediante un ordenamiento NMDS (nueve sitios x tres especies de arbustos x cuatro eventos de muestreo = 108). Para facilitar la interpretación del ordenamiento, en el gráfico se indicaron sólo las familias dominantes con una abundancia mayor al 1 % del total de ejemplares recolectados. La significancia de la variación temporal de los ensambles fue evaluada mediante un PERMANOVA, considerando a la estación como un factor de clasificación (primavera y verano). Al mismo tiempo, la variación de la diversidad y riqueza taxonómica de los artrópodos entre estaciones fue analizada mediante curvas de rarefacción/extrapolación.

Las variaciones en las abundancias relativas de los gremios tróficos y su riqueza entre estaciones se analizaron mediante una prueba de  $\chi^2$ , aplicando la corrección de Bonferroni al realizar las comparaciones múltiples (Zar, 2010). Esta prueba se efectuó comparando las frecuencias observadas con las esperadas en el caso de que las proporciones se mantuvieran constantes entre estaciones.

### *Arquitectura de los arbustos en relación a los factores espaciales y temporales*

A cada uno de los arbustos donde se recolectaron los artrópodos, se le registró la altura (m) y el área del canopeo (m<sup>2</sup>). Esta última se estimó a partir del método “crown diameter” basado en las mediciones del diámetro mayor y el perpendicular (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Al mismo tiempo, dado que se conoce que es una variable determinante para la estructura de las comunidades de artrópodos (Langellotto y Denno, 2004; Rudgers y Whitney, 2006; Obermaier et al., 2008), se obtuvo una estimación de la densidad de cada canopeo. Este parámetro se midió utilizando una varilla de hierro de 0,4 mm de diámetro (aguja), registrando la distancia necesaria (m) para que se produzcan tres intercepciones de la vegetación sobre esta aguja (Bisigato, comunicación personal). Estas mediciones se realizaron en las tres dimensiones de la planta (largo, alto y ancho) y luego se promediaron. A esta última variable se la denominó *índice de densidad del canopeo* (IDC).

Los valores de altura, área e IDC fueron promediados entre los cinco individuos de arbustos muestreados por sitio. Estas variables fueron analizadas en función de los cuatro factores principales (especie de arbusto, intensidad de pastoreo, año de muestreo y estación climática) mediante modelos GLMs. Dado que las variables respuestas son continuas, los modelos se construyeron basados en la distribución Gaussiana (función link = identidad), testeando previamente la normalidad de los datos mediante la prueba de Shapiro-Wilk. Al ser variables continuas, el análisis de la devianza se testeó utilizando el estadístico “F”. (Zuur et al., 2009).

## **Resultados**

### *Abundancias de artrópodos*

Durante ambas temporadas de muestreo se recolectaron en total 8.596 insectos y arácnidos, de los cuales 872 fueron larvas de Lepidoptera. Los 7.724 individuos restantes pertenecieron a 14 órdenes, siendo Araneae el orden más abundante (31 %), seguido en importancia numérica por Hemiptera, Psocoptera y Coleoptera. Estos cuatro órdenes en conjunto constituyeron casi el 85 % de los ejemplares recolectados. Al mismo tiempo, existieron cuatro órdenes con abundancias intermedias (entre 10 y 1%): Hymenoptera (7,1 %), Thysanoptera (4,8 %), Trombidiformes (1,3 %) y Sarcopteriformes (1,2 %), y se registraron además 6 órdenes “raros” con abundancias menores al 1 % (Figura 3.1).

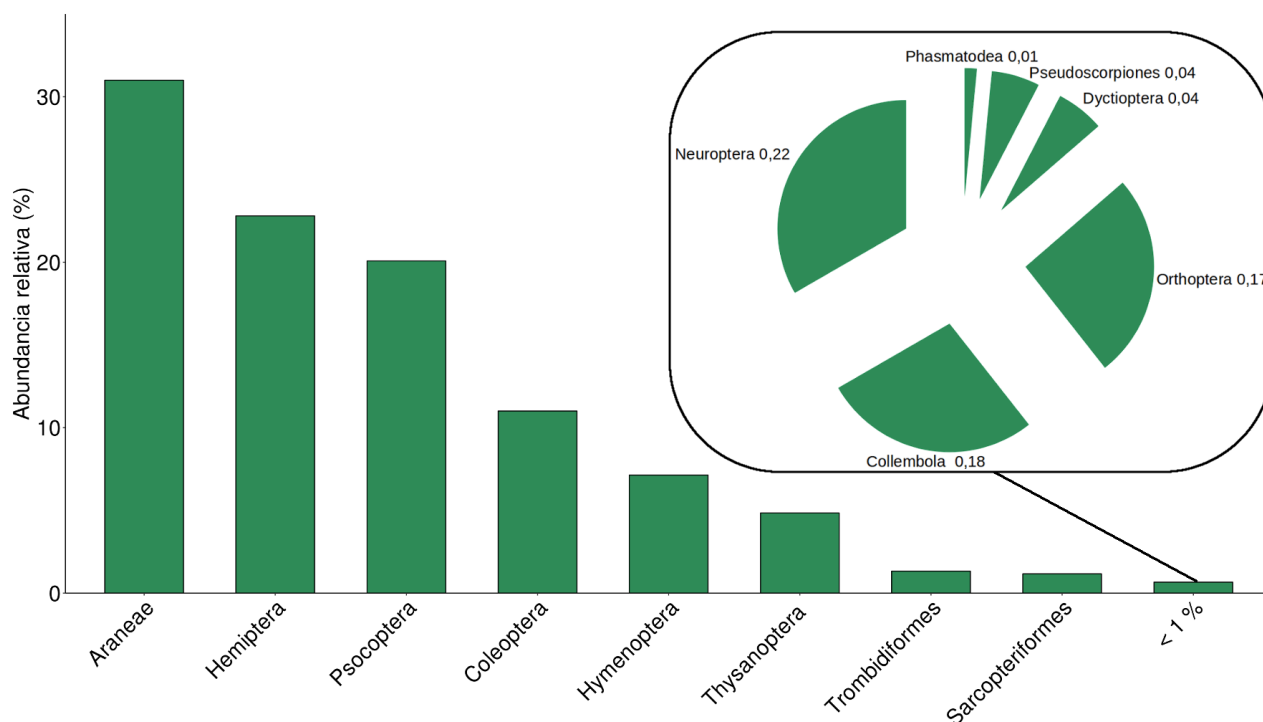


Figura 3.1: abundancia relativa de los principales órdenes. La categoría "< 1 %" es el resultado de la suma de las abundancias relativas de todos los órdenes con un porcentaje menor al 1 %.

El material entomológico recolectado perteneció a 65 familias de artrópodos. Los más dominantes en cuanto a sus abundancias fueron los psocópteros de la familia Psocidae y las arañas Anyphaenidae. Se detectaron 15 familias con abundancias intermedias (entre 10 y 1%), donde las más importantes fueron los hemípteros Psyllidae y Miridae, los coleópteros Chrysomelidae, las hormigas (Hymenoptera-Formicidae), las arañas Salticidae y los trips Phlaeothripidae. La abundancia conjunta de estos taxones representó casi el 70 % del total de ejemplares recolectados. Finalmente es notable la gran cantidad de familias (48) con abundancias relativas menores al 1 % (Figura 3.2, tabla I Anexo A). En el Anexo B se muestran fotografías de algunos de los taxones recolectados en este trabajo.



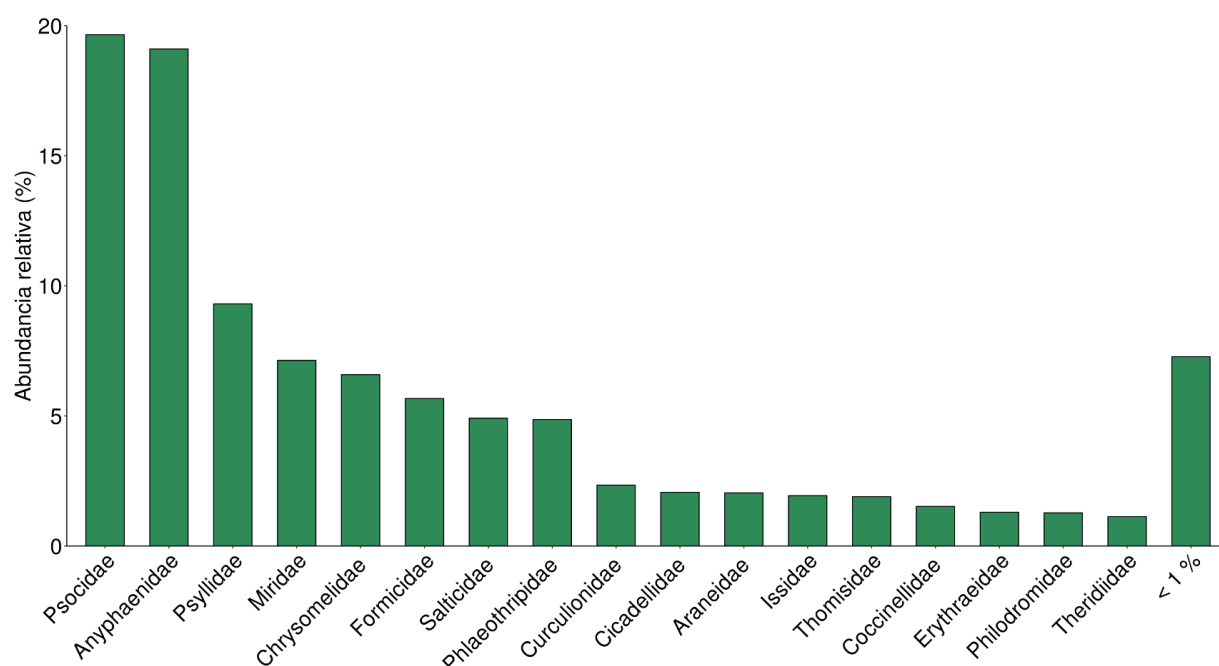


Figura 3.2: abundancia relativa de las principales familias. La categoría "< 1 %" es el resultado de la suma de las abundancias relativas de todas las familias con un porcentaje menor al 1 %.

### Estructura trófica

La asignación de los taxones a los gremios tróficos considerados en esta tesis se muestra en la tabla I (Anexo A). Las abundancias entre gremios tróficos fueron significativamente diferentes ( $\chi^2_{v=4} = 2.224,9$ ;  $p < 0,001$ ). Los únicos que tuvieron abundancias similares fueron los detritívoros y los folívoros, mientras que en todos los demás se hallaron diferencias significativas entre sí que evidenciaron el siguiente patrón: predadores > succionadores de savia > detritívoros = folívoros > parasitoides (Tabla 3.1, Figura 3.3). La riqueza taxonómica entre gremios fue similar en todos los casos ( $\chi^2_{v=4} = 5,8$ ;  $p = 0,21$ ).

Tabla 3.1: resultados de las comparaciones de a pares para la abundancia general de los gremios tróficos. Se indican los valores de  $\chi^2_{v=1}$  y entre paréntesis la significancia (NS = no significativo, \*\*\*  $p < 0,001$ ).

	Detritívoros	Folívoros	Parasitoides	Predadores
Detritívoros	x	x	x	x
Folívoros	0,44 (NS)	x	x	x
Parasitoides	1.340 (***)	1.302,5 (***)	x	x
Predadores	240,7 (***)	261,23 (***)	2.350 (***)	x
S. de savia	62,2 (***)	73,1 (***)	1.819,4 (***)	59,4(***)

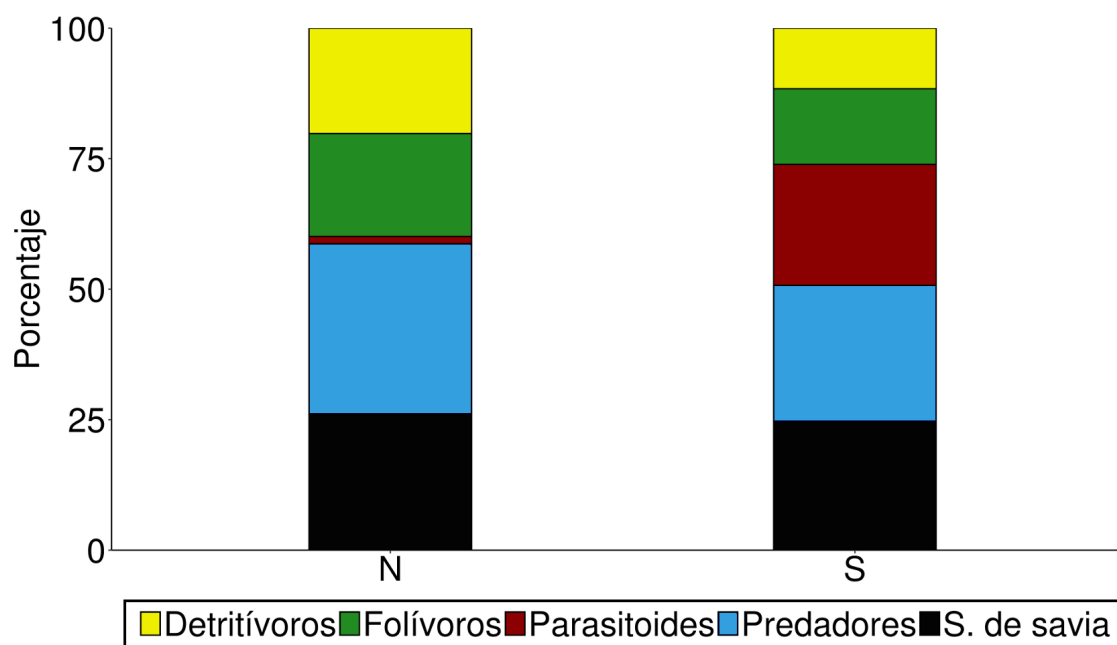


Figura 3.3: valores relativos de la abundancia (N) y riqueza taxonómica (S) de los gremios tróficos.

#### *Comunidad de artrópodos en relación con los factores espaciales y temporales*

El PERMANOVA reveló que el único factor que no afectó de manera significativa la estructura general de la comunidad de artrópodos del canopeo fue el disturbio por pastoreo ovino. Las principales fuentes de variación fueron la especie de arbusto hospedador y la estación climática (Tabla 3.2).

Tabla 3.2: resultado del análisis PERMANOVA general de la comunidad de artrópodos en función de las cuatro fuentes de variación. Se indica el valor del estadístico F, los grados de libertad del numerador y el denominador respectivamente y la significancia estadística (p).

Fuente de variación	F	Grados de libertad	p
Especie de arbusto	16,93	2/106	0,001
Intensidad de pastoreo	0,91	2/106	0,57
Estación climática	12,18	1/106	0,001
Año de muestreo	4,06	1/106	0,001

#### *Ensambls de artrópodos y variación estacional*

El ordenamiento NMDS y el PERMANOVA, si bien mostraron cierto grado de solapamiento, evidenciaron dos ensambles diferentes entre primavera y verano ( $F_{(1; 106)} = 12,18$   $p = 0,001$ ). Los taxones que se asociaron en mayor medida a la estación de

primavera fueron Psocidae, Chrysomelidae, Miridae e Issidae. Mientras que, mayores abundancias de Psyllidae, Phlaeothripidae y de las arañas Thomisidae y Salticidae se relacionaron con las muestras de verano (Figura 3.4).

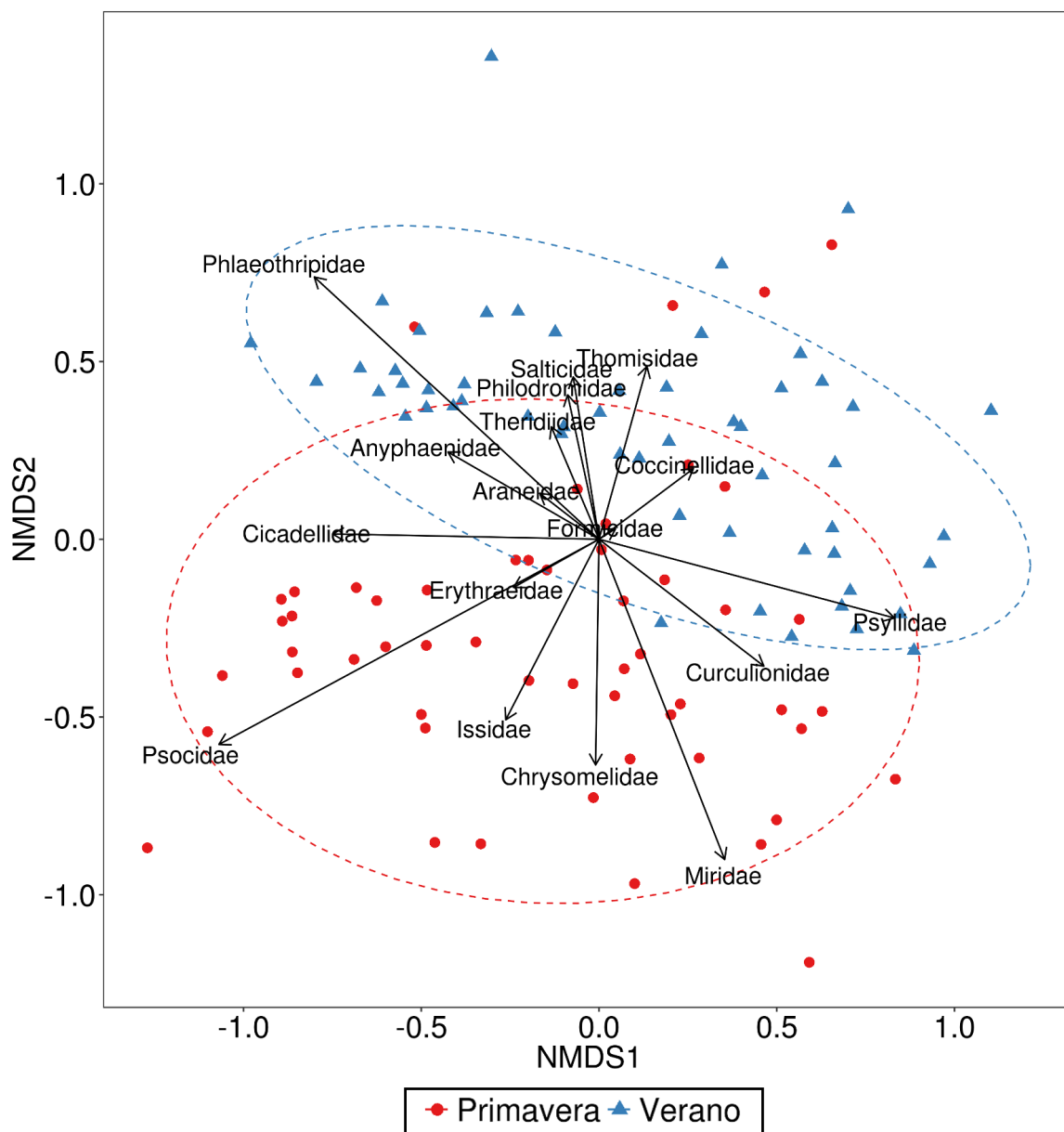


Figura 3.4: ordenamiento NMDS de las muestras de primavera y verano en función de las abundancias de las familias de artrópodos (stress = 0,2). Con líneas punteadas se muestran las elipses de confianza al 95 %. En el gráfico se indican los scores de las familias con una abundancia mayor al 1 %.

El número total de individuos recolectados fue mayor en primavera (N = 4.682) que en verano (N = 3.042). La riqueza taxonómica no varió entre estaciones, mientras que la diversidad de familias de artrópodos fue mayor en verano (Figura 3.5, Tabla II Anexo A).

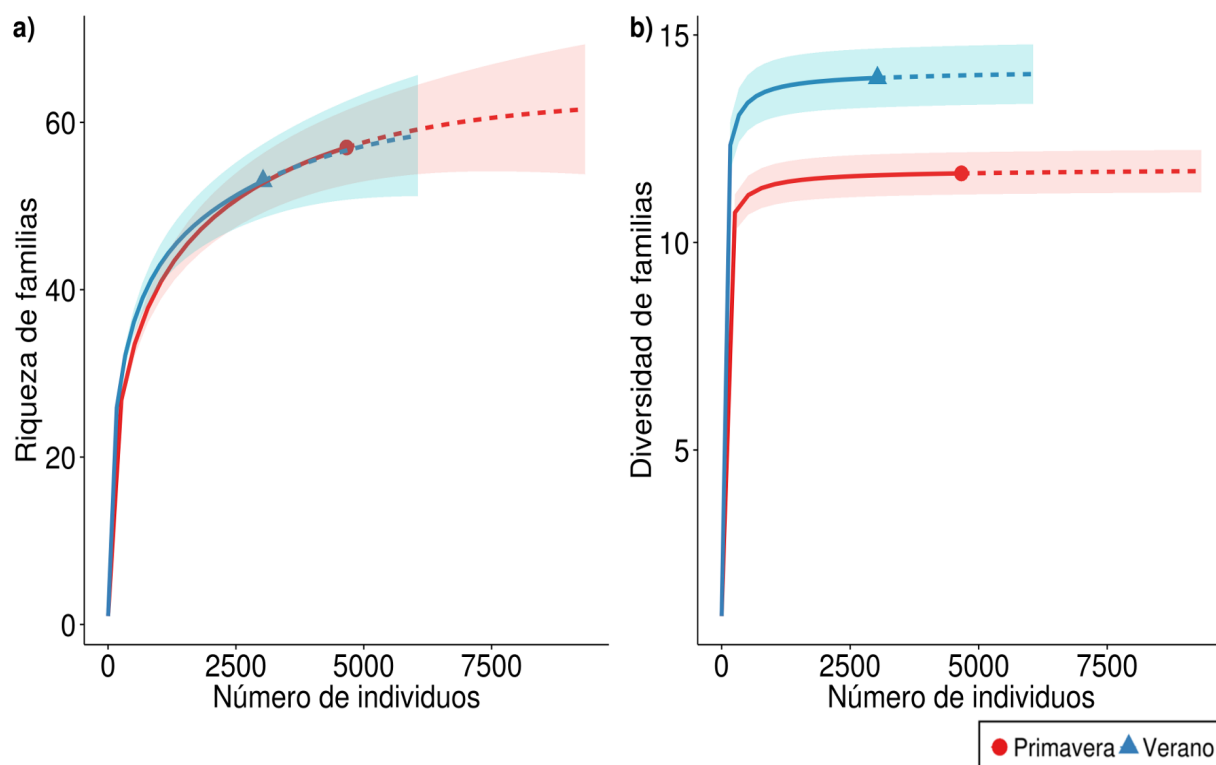


Figura 3.5: comparación de la riqueza (a) y diversidad (b) taxonómica entre primavera y verano mediante curvas de rarefacción/extrapolación. La diversidad de familias está estimada a partir del exponencial del índice de Shannon ( $q = 1$ ). La línea punteada señala la extrapolación hasta el doble del tamaño muestral. Las bandas coloreadas indican los intervalos de confianza al 95 % y los símbolos sobre las curvas representan los valores observados.

La abundancia de los gremios tróficos varió significativamente entre estaciones ( $\chi^2_{v=4} = 1.903$ ;  $p < 0,01$ ). En verano se observó un aumento en la abundancia de predadores ( $\chi^2_{v=1} = 282,18$ ;  $p < 0,001$ ) y succionadores de savia ( $\chi^2_{v=1} = 76,82$ ;  $p < 0,001$ ) respecto de la primavera. Mientras que se evidenció el patrón opuesto para detritívoros ( $\chi^2_{v=1} = 575,22$ ;  $p < 0,001$ ), folívoros ( $\chi^2_{v=1} = 100,77$ ;  $p < 0,001$ ) y parasitoides ( $\chi^2_{v=1} = 7,47$ ;  $p = 0,006$ ) (Figura 3.6). No se encontró una variación significativa en la riqueza taxonómica de los gremios entre ambas estaciones ( $\chi^2_{v=4} = 1,267$ ;  $p = 0,87$ ).

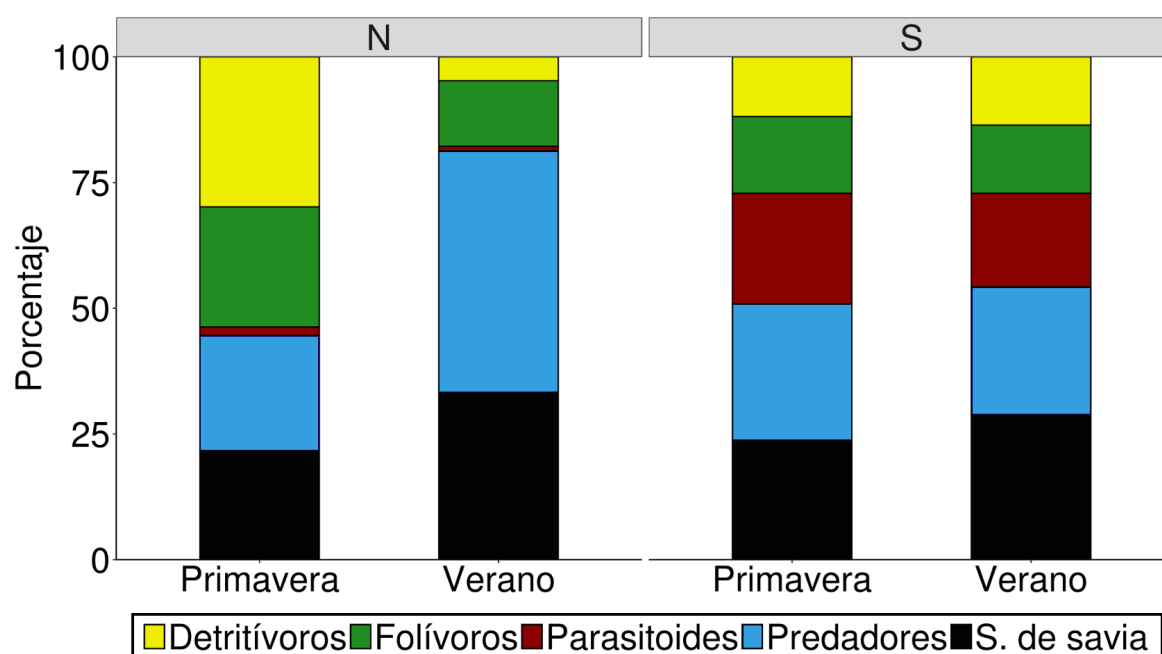


Figura 3.6: valores relativos de la abundancia (N) y riqueza taxonómica (S) de los gremios tróficos para las estaciones de primavera y verano.

#### *Arquitectura de los arbustos en relación con los factores espaciales y temporales*

Tanto la altura como el índice IDC fueron significativamente diferentes entre las tres especies arbustivas, incrementándose en el siguiente sentido quilembay < molle < jarilla. El área del canopy fue menor para el quilembay mientras que fue similar para las otras dos especies. Al mismo tiempo, ninguna de las variables arquitectónicas fue afectada significativamente por las otras fuentes de variación (intensidad de pastoreo, estación y año de muestreo) (Tabla 3.3).

Tabla 3.3: media y desvío estándar (entre paréntesis) de las variables arquitectónicas en función de la especie arbustiva, disturbio, estación y año. Se indican los valores del estadístico F asociado al análisis de la devianza y la significancia (\*\*\* =  $p < 0,001$ ; ns = no significativo). Las letras indican diferencias significativas.

		Altura (m)	Área del canopeo (m²)	IDC (m)
Especie de arbusto				
Quilembay		0,65 (0,05) <sup>a</sup>	1,70 (0,26) <sup>a</sup>	0,31 (0,05) <sup>a</sup>
Molle		1,34 (0,16) <sup>b</sup>	4,92 (1,14) <sup>b</sup>	0,54 (0,12) <sup>b</sup>
Jarilla		1,82 (0,13) <sup>c</sup>	5,28 (1,33) <sup>b</sup>	0,81 (0,13) <sup>c</sup>
F <sub>(105;107)</sub>		825.1 ***	134.03 ***	187.01 ***
Intensidad de pastoreo				
Pastoreo	Quilembay	0,65 (0,07)	1,69 (0,21)	0,32 (0,05)
Intermedio		0,66 (0,05)	1,85 (0,23)	0,32 (0,05)
Clausura		0,64 (0,05)	1,57 (0,27)	0,28 (0,04)
F <sub>(35;33)</sub>		0,47 <sup>ns</sup>	4,2 <sup>ns</sup>	2,92 <sup>ns</sup>
Pastoreo	Molle	1,42 (0,14)	4,73 (0,72)	0,57 (0,18)
Intermedio		1,32 (0,19)	4,58 (1,04)	0,54 (0,11)
Clausura		1,29 (0,13)	5,44 (1,45)	0,51 (0,07)
F <sub>(35;33)</sub>		2,27 <sup>ns</sup>	2,08 <sup>ns</sup>	0,73 <sup>ns</sup>
Pastoreo	Jarilla	1,82 (0,08)	5,73 (1,56)	0,77 (0,15)
Intermedio		1,8 (0,17)	5,41 (1,26)	0,81 (0,16)
Clausura		1,84 (0,14)	4,7 (0,98)	0,84 (0,08)
F <sub>(35;33)</sub>		0,28 <sup>ns</sup>	2,02 <sup>ns</sup>	0,89 <sup>ns</sup>
Estación climática				
Primavera	Quilembay	0,64 (0,05)	1,74 (0,26)	0,32 (0,05)
Verano		0,66 (0,05)	1,66 (0,26)	0,30 (0,05)
F <sub>(34;35)</sub>		0,88 <sup>ns</sup>	0,75 <sup>ns</sup>	1,39 <sup>ns</sup>
Primavera	Molle	1,30 (0,19)	5,11 (1,28)	0,59 (0,13)
Verano		1,38 (0,10)	4,72 (0,98)	0,49 (0,10)
F <sub>(34;35)</sub>		3,07 <sup>ns</sup>	1,07 <sup>ns</sup>	6,81 <sup>ns</sup>
Primavera	Jarilla	1,76 (0,10)	4,89 (0,81)	0,85 (0,13)
Verano		1,89 (0,14)	5,68 (1,62)	0,76 (0,12)
F <sub>(34;35)</sub>		6, 07 <sup>ns</sup>	3,41 <sup>ns</sup>	4,61 <sup>ns</sup>
Año de muestreo				
2014/2015	Quilembay	0,63 (0,06)	1,66 (0,26)	0,32 (0,05)
2015/2016		0,67 (0,04)	1,74 (0,26)	0,3 (0,05)
F <sub>(34;35)</sub>		5,15 <sup>ns</sup>	1,01 <sup>ns</sup>	0,99 <sup>ns</sup>
2014/2015	Molle	1,28 (0,16)	4,72 (1,26)	0,55 (0,16)
2015/2016		1,4 (0,14)	5,12 (1,01)	0,53 (0,07)
F <sub>(34;35)</sub>		6,12 <sup>ns</sup>	1,11 <sup>ns</sup>	0,12 <sup>ns</sup>
2014/2015	Jarilla	1,76 (0,10)	5,03 (1,12)	0,83 (0,15)
2015/2016		1,89 (0,13)	5,54 (1,49)	0,78 (0,11)
F <sub>(34;35)</sub>		10,31 <sup>ns</sup>	1,32 <sup>ns</sup>	1,08 <sup>ns</sup>

## **Discusión**

La composición taxonómica y funcional de la comunidad de artrópodos que habita el canopeo arbustivo de las tres especies estudiadas coincidió con lo hallado tanto en la zona central del Monte (Debandi, 1999) como en otras regiones áridas del mundo (Whitford, 2002). Al igual que otros trabajos realizados en el área de estudio (Cheli et al., 2010; Baldi et al., 2017; Cheli y Martínez, 2017), la comunidad estuvo caracterizada por la dominancia de unas pocas familias muy abundantes, la presencia de una gran cantidad de taxones pocos frecuentes y una elevada proporción de artrópodos predadores. Además, los análisis planteados en este capítulo evidenciaron que los ensambles de artrópodos presentaron una importante variación frente a los factores espaciales y temporales considerados en la presente tesis.

En cuanto a las abundancias de cada taxón, se destacó la predominancia numérica de Psocoptera (principalmente Psocidae). Si bien este orden no suele ser un componente abundante y diverso en la comunidades de insectos, en otras regiones templadas se han registrado en densidades muy elevadas (equivalentes a 6000 ind/m<sup>2</sup>) y aportes importantes a la biomasa animal (García-Aldrete y Mockford, 2012). Este resultado difiere con lo observado en los ensambles epigeos del noreste de la Patagonia (Cheli y Martínez, 2017), donde los psocópteros no son un grupo abundante. Asociado a esto, las diferencias halladas seguramente se relacionen con que estos insectos utilizan el canopeo para la oviposición y el desarrollo postembrionario, además, exhiben un comportamiento gregario durante sus estadíos ninfales como estrategia frente al riesgo de predación y desecación (Requena et al., 2007; García-Aldrete y Mockford, 2012). Esta última aseveración se afianza con el hecho de que la gran mayoría de los ejemplares recolectados fueron inmaduros. Por otro lado, Debandi (1999) tampoco identificó a este orden como un componente dominante en la entomofauna asociada a dos especies de jarillas en el Monte Central. Esta diferencia probablemente esté asociada con que en la presente tesis se incluyeron ensambles que habitan sobre tres géneros distintos de arbustos y no solo de *Larrea* como en aquel estudio (Ver discusión capítulo cinco).

Las arañas (Araneae) también estuvieron entre los taxones numéricamente más importantes. Esto sin duda se relaciona con su papel como los principales predadores

generalistas (en cuanto a su abundancia y diversidad) en la mayoría de los ecosistemas terrestres (Coddington y Levi, 1991). La dominancia de Lycosidae en los ensambles de arañas epigeas de la región (Cheli y Martínez, 2017) parece ser reemplazada por Anyphaenidae sobre los arbustos. Estas familias podrían desempeñar un papel similar en la estructura de ambas comunidades, ya que las dos utilizan la misma estrategia de caza basada en perseguir a las presas de manera activa (Rodrigues y Mendonça, 2012). Destaca también la ausencia de solífugos en el canopeo arbustivo, cuando son arácnidos extremadamente abundantes en los ensambles epigeos de la misma región (Cheli et al., 2010). Este hecho se debe a la estrecha relación que tiene este taxón con el suelo, que les proporciona sitios de oviposición y refugio (Rocha y Carvalho, 2006).

Si bien las hormigas (Formicidae) resultaron abundantes, su dominancia no fue tan elevada como en el caso de los ensambles de artrópodos epigeos de la zona, donde este grupo constituye más del 80% de las colectas (Cheli et al., 2010; Baldi et al., 2017; Cheli y Martínez, 2017). Esto seguramente se relaciona con la ausencia de especies que habitan exclusivamente en el canopeo arbustivo en ambientes áridos y semiáridos. Así en este tipo de ambientes la actividad de las hormigas en la copa de los arbustos es reducida, solo relacionándose con el forrajeo, mientras que la nidificación se realiza exclusivamente en el suelo (por contar con mayor insolación y la gran capacidad del suelo de amortiguar las elevadas variaciones térmica típicas de estos ambientes) (Fernández, 2003). Sin embargo, algunas pocas especies de hormigas han sido registradas tanto en el canopeo arbustivo como en el componente epigeo, destacándose entre ellas las de los géneros *Camponotus*, *Forelius* y *Brachymyrmex*. Estos taxones, que también fueron componentes importantes en los ensambles de artrópodos estudiados por Debandi (1999), se caracterizan por ser oportunistas y generalistas en términos de dieta, y presentar áreas de forrajeo muy extensas (Fernández, 2003).

Los coleópteros también estuvieron entre los taxones numéricamente más importantes, hecho que no sorprende ya que este orden es el más diverso de insectos y se encuentra en la mayoría de los hábitats terrestres (Triplehorn et al., 2005; Schowalter, 2016). Sin embargo, en este trabajo se destaca la elevada abundancia relativa de Chrysomelidae y Curculionidae en contraposición con la dominancia de Tenebrionidae y Carabidae en los



ensamblajes epigeos (Cheli et al., 2010). El hecho de que la mayoría de las especies pertenecientes a las primeras dos familias sean herbívoras (Triplehorn et al., 2005), explica en parte su predominancia en las colectas sobre el canopeo arbustivo. Los hábitos alimenticios también ayudan a interpretar la elevada abundancia de hemípteros en los arbustos (principalmente representados por Miridae y Psyllidae), dado que más del 90 % de las especies de este orden son fitófagas (Schoonhoven et al., 2005). Tanto psílidos como míridos parecen ser componentes importantes de la fauna de artrópodos asociados a arbustos del monte ya que un patrón similar fue encontrado por Debandi (1999).

La comunidad estuvo dominada por predadores, coincidiendo con lo hallado por Cheli et al. (2010) para la fauna epigea del mismo área de estudio. Este patrón regional concuerda con lo hallado en otros ambientes áridos del mundo (Polis, 1991; Whitford, 2000). En este sentido, se ha postulado que los artrópodos predadores constituyen un componente fundamental en las redes tróficas de ambientes desérticos, donde su elevada abundancia está relacionada a características que les resultan ventajosas como su fisiología (ectotermia), su capacidad de aprovechar distintos recursos y su alta tasa reproductiva (Ayal, 2007). Por otro lado, la importante proporción de herbívoros succionadores de savia encontrada en esta tesis fue también reportada por Debandi (1999) en el Monte Central. Así, este resultado podría indicar una característica general de la estructura trófica de los ensamblajes que habitan sobre los arbustos del Monte.

Respecto a la respuesta de la comunidad de artrópodos en función de las fuentes de variación tanto espaciales como temporales, el tipo de arbusto hospedador (especie de arbusto) determinó en gran medida la estructura de esta comunidad (analizado en mayor detalle en el capítulo 5). Por otro lado, el efecto del pastoreo ovino fue relativamente bajo respecto a las otras tres fuentes de variación. Cuando los efectos de variaciones intrínsecas propias de cada hábitat o comunidad son mayores a los asociados con disturbios como el pastoreo, ignorar estos otros factores puede llevar a conclusiones erróneas (ver Hoffmann, 2010). Entonces, considerando los resultados de esta primera aproximación general, para los capítulos siguientes se decidió realizar los análisis tanto de manera general como considerando las especies arbustivas y las estaciones por

separado. La variación interanual será tenida en cuenta incluyéndola como un efecto aleatorio en los distintos modelos.

Como se mencionó anteriormente, se encontró una importante variación estacional en los ensambles de artrópodos. El mayor cambio en la estructura trófica entre estaciones estuvo dado por el incremento en la proporciones de predadores en verano. Se ha demostrado que los ensambles de artrópodos pertenecientes a este gremio trófico responden en gran medida a procesos “bottom-up”, donde factores procedentes de niveles tróficos inferiores, como lo abundancia de presas, son importantes determinantes de la estructura comunitaria (Wise, 1993; Moran, 2014). En este sentido, es probable que la predominancia de predadores durante el verano registrada en este estudio sea una respuesta al incremento en la abundancia de herbívoros succionadores de savia. Éstos al ser de menor tamaño y cubierta más blandas que la mayoría de los folívoros masticadores (principalmente coleópteros), son las presas más preferidas por los predadores (Boyer et al., 2003; Cheli et al., 2006). También se observó una disminución marcada de la proporción de detritívoros al pasar de la primavera al verano. Esto se asocia con las variaciones en la abundancia de la familia Psocidae, la cual, al igual que en otras regiones áridas de Argentina (Diodato y Fuster, 2016), constituye uno de los principales detritívoros que habitan en el canopeo. Las variaciones en la abundancia de esta familia se relaciona con los cambios en el desarrollo ya que estos insectos muestran un comportamiento gregario cuando son inmaduros (primavera), pero se dispersan al alcanzar el estado adulto (verano) (Requena et al., 2007; García-Aldrete y Mockford, 2012). Por último, el descenso en la abundancia de los folívoros en verano probablemente esté relacionado con la importante disminución en la colecta de larvas de lepidópteros en esta estación con respecto a la primavera, hecho que también está relacionado al ciclo de vida de los lepidópteros de la región (Cagnolo et al., 2002).

La menor diversidad de artrópodos en primavera podría deberse a que en esta estación existe una mayor oferta de recursos ofrecidos por especies vegetales que no fueron consideradas durante la tesis (e.g hierbas anuales y arbustos deciduos). Estas nuevas ofertas generan que determinados taxones migren hacia otras plantas hospedadoras, comportamiento frecuentemente observado en varias regiones áridas del mundo

(Crawford, 1981). Sin embargo, dado que la riqueza de familias no se modificó significativamente entre estaciones, los cambios observados en la diversidad se deben principalmente a alteraciones en las abundancias relativas y en las relaciones de dominancia entre taxones (Magurran, 2004). Por otro lado, los picos de producción de hojas nuevas de los arbustos estudiados se dan entre mediados de septiembre y noviembre (Campanella y Bertiller, 2009) esto podría beneficiar a determinados grupos, principalmente herbívoros, que sincronizan sus ciclos de vidas con la producción de follaje (Lightfoot y Whitford, 1987; Moran, 2014). El incremento en la abundancia relativa de estos taxones explicarían por un lado la mayor cantidad de individuos recolectados en primavera y por otro la disminución en la diversidad del ensamble durante esta estación debido a un descenso en la equitatividad comunitaria (Magurran, 2004). Es interesante destacar que el patrón estacional observado en la comunidad de artrópodos que habitan sobre arbustos es opuesto al observado en la fauna epigea de la región, ya que en esta última la diversidad es mayor en primavera que en verano (Cheli comunicación personal).

Finalmente, el estudio de la arquitectura de cada arbusto permitió definir un gradiente de complejidad estructural entre las tres especies. De esta manera, el quilembay (*C. avellanadae*) que se caracterizó por tener la menor área de canopy, baja estatura y menor distancia media entre sus ramas, se identificó como el arbusto de menor complejidad. La jarilla (*L. divaricata*), con la mayor altura y de canopy más abierto (mayor distancia entre sus ramas), presenta la arquitectura más compleja. Mientras que el molle (*S. johnstonii*) mostró características que lo ubican en una posición intermedia en el gradiente de complejidad. Por otro lado, la arquitectura de los arbustos no se modificó de manera significativa en función del gradiente de disturbio. Si bien existen antecedentes que el ganado ovino puede tener efecto sobre las especies vegetales incluidas en este trabajo (Bisigato et al., 2013), estos arbustos son poco palatables en comparación con otras especies de mayor preferencia por parte de las ovejas como los pastos perennes y arbustos caducifolios (Bisigato y Bertiller, 1997; Kröpfl y Villasuso, 2012; Bär Lamas et al., 2013). Debido a esto es probable que la presencia de ganado no genere modificaciones significativas en la estructura de las especies vegetales analizadas, al menos desde el punto de vista de las variables arquitectónicas elegidas para esta tesis. Cabe mencionar que previo al desarrollo de este trabajo se había pensado incluir en los análisis

especies arbustivas más palatables (e.g. *Lycium chilense*), pero fue imposible localizar en los campos seleccionados (y en varios otros finalmente descartados) un número de ejemplares acorde al tamaño muestral necesario, ya que estos arbustos son muy escasos en los sitios bajo mayores intensidades de pastoreo (Bisigato y Bertiller, 1997).

# **Capítulo 4: ensambles de artrópodos y su relación con el disturbio por pastoreo ovino**

## **Introducción**

Los disturbios son eventos que alteran los componentes de un ecosistema, modificando las condiciones ambientales y los ciclos biológicos de los organismos (Begon et al., 2006). Distinguir los distintos tipos de disturbios y su efecto sobre las comunidades biológicas son objetivos cruciales de la ecología, la biología de la conservación y el manejo de los recursos naturales (Battisti et al., 2016). Más del 25 % de la superficie terrestre se encuentra bajo pastoreo por ganado doméstico, implicando que esta actividad antrópica sea la más extendida a nivel global (Bugalho et al., 2011). El disturbio asociado a la intensa herbivoría por parte del ganado modifica las comunidades vegetales (Todd, 2006; Díaz et al., 2007) impactando también sobre los niveles tróficos superiores (Vanbergen et al., 2014). Esto afecta a diferentes procesos ecosistémicos críticos (Vázquez y Simberloff, 2003; Pol et al., 2017) y lleva a pérdidas irreversibles en la biodiversidad (Cingolani et al., 2005). En ambientes áridos y semiáridos el pastoreo está asociado al empobrecimiento de los suelos, favoreciendo la erosión hidráulica y eólica (Chartier et al., 2011; Bisigato et al., 2013), y consecuentemente acelerando notablemente el proceso de desertificación, una de las mayores problemáticas ambientales a nivel mundial (Reynolds y Stafford Smith, 2002; Blanco et al., 2017).

El disturbio generado por el pastoreo puede afectar a los ensambles de insectos y arácnidos (Cheli, 2009; Vanbergen et al., 2014; Cheli y Martínez 2017; Pol et al., 2017). La mayor parte del impacto de esta actividad antrópica se da mediante vías indirectas a través de la vegetación (Landsberg et al. 1999). El pastoreo genera cambios en la composición y la estructura de las comunidades vegetales (Todd, 2006; Cheli et al., 2016b), alterando por ejemplo la disponibilidad de recursos para los artrópodos y las interacciones intra e interespecíficas entre los taxones (Dennis et al., 2015). Esto puede repercutir sobre los ensambles de artrópodos, modificando su estructura y los parámetros comunitarios (Barrett y Stiling, 2007; Tadey, 2015).

Las respuestas de las comunidades de artrópodos al disturbio ocasionado por el pastoreo son altamente variables (Dennis et al., 2007; Hoffmann, 2010). Esta respuesta depende, entre otros factores, de la historia de vida y los requerimientos de hábitats de los taxones que componen los ensambles (Schowalter, 2016), de las características del ambiente

(Battisti et al., 2016) y de las particularidades de la actividad ganadera en cada región (Schoier y Dumont, 2012). Así, se han reportado ejemplos de taxones o ensamblajes que se ven beneficiados (Zhu et al. 2012 ; Moran, 2014), perjudicados (Kruess y Tscharntke, 2002; Forbes et al. 2005; Rickert et. al, 2012) o incluso evidencian una respuesta neutra frente a este disturbio (Mysterud et al., 2005; Spalinger et al., 2012). Sin embargo, gran parte de los trabajos concuerdan en que el patrón general refleja una disminución en la abundancia y diversidad de insectos y arácnidos frente pastoreo (para más detalle ver la reciente revisión en van Klink et al., 2015). Los efectos perjudiciales sobre las poblaciones de artrópodos se dan a través de varios procesos. La defoliación por parte del ganado, reduce la abundancia de recursos para herbívoros y detritívoros, impactando sobre la red trófica en su conjunto (Littlewood et al., 2012; Moran, 2014). Además, este disturbio genera modificaciones en la vegetación que pueden cambiar el microclima tornándolo menos favorable para los artrópodos (e.g. mayor grado de insolación) y también disminuir la disponibilidad de hábitats que sirven como refugios o sitios de oviposición (van Klink et al., 2015). Finalmente, también se han reportado efectos negativos a través mortalidad directa (especialmente sobre taxones de poca movilidad) asociada al consumo incidental por ramoneo o por el pisoteo (Gómez y González-Megías, 2007; van Noordwijk et al., 2012).

El desierto del Monte exhibe una gran proporción de su territorio con signos de degradación asociados al pastoreo, la actividad económica de mayor extensión en la región (Villagra et al., 2009; Tadey, 2015). Si bien se han realizado varios trabajos que analizan la respuesta de los artrópodos al pastoreo por ganado doméstico, estos se concentran en la región del Monte Central principalmente en la provincia de Mendoza, siendo las hormigas el principal objeto de estudio (e.g. Claver et al., 2014; Chillo et al., 2015; Pol et al., 2017). En el caso del Monte Austral, se destaca el trabajo realizado por Tadey (2007) con insectos polinizadores y gradientes de pastoreo en el noroeste de la región patagónica, mientras que a nivel local el principal antecedente es la tesis de doctorado de Cheli (2009), quien analizó la respuestas de los ensamblajes de artrópodos epigeos al pastoreo ovino en establecimientos rurales del Área Natural Protegida Península Valdés. Por lo tanto, por primera vez para la porción sur del Monte, el presente

capítulo analizará el efecto del disturbio generado por el pastoreo sobre los ensambles de insectos y arácnidos que habitan en el canopeo arbustivo.

Comprender la influencia de los disturbios sobre los componentes de un ecosistema es una de las prioridades para el manejo de un determinado área u objeto de conservación (Battisti et al., 2016). Teniendo en cuenta la importancia funcional que tienen los artrópodos en los ambientes áridos, las modificaciones en los ensambles o taxones particulares de insectos y arácnidos como respuesta al pastoreo ovino afectarán directa e indirectamente diferentes procesos cruciales para el funcionamiento ecosistémico (Vázquez y Simberloff, 2003).

El objetivo del presente capítulo fue evaluar y describir el efecto del pastoreo ovino sobre la estructura taxonómica y funcional de los ensambles de artrópodos en las tres especies de arbustos consideradas en esta tesis. Sobre la base de la hipótesis ecológica originalmente planteada, se espera este disturbio tenga un efecto negativo sobre los artrópodos y genere una disminución general en la abundancia y diversidad de los taxones, modificando de esta manera la estructura de sus ensambles.

### **Materiales y métodos**

Teniendo en cuenta que la intensidad del pastoreo frecuentemente en el Monte austral es mucho mayor en las inmediaciones de las aguadas que lejos de ella (modelo de piósfera, ver Cheli et al., 2016b), los sitios de muestreo fueron agrupados de acuerdo a los niveles de intensidad de disturbio decreciente como “Pastoreado” (cerca de la aguada), “Intermedio” (lejos de la aguada) ó “Clausura” (sin pastoreo actual) (ver capítulo 2).

En primera instancia, los análisis se llevaron a cabo desde una perspectiva general sin discriminar por especie arbustiva o variable temporal ( $n = 108$ ). Luego, se realizó un enfoque más detallado teniendo en cuenta las otras fuentes de variación que resultaron significativas en el capítulo anterior. Así, los análisis se hicieron para las tres especies de arbustos por separado (quilembay, molle y jarrilla) y considerando a las estaciones primavera y verano de manera independiente ( $n = 18$ ). Además, el efecto “año” (variación interanual) fue incluido en los modelos como un factor aleatorio.



### *Ensamblajes de artrópodos y disturbio por pastoreo ovino*

El efecto del pastoreo sobre los ensamblajes de artrópodos fue analizado mediante ordenamientos NMDS y evaluado analíticamente mediante análisis PERMANOVA, sobre la matriz de similitud basada en la abundancia de familias (sin transformar) como variable dependiente y a la intensidad de pastoreo como variable explicatoria (ver capítulo dos por más detalles acerca de estos análisis).

### *Análisis de taxones indicadores de los distintos grados de disturbio*

Se realizó el análisis IndVal para identificar aquellos taxones indicadores de los sitios con distinto grado de disturbio (en forma individual o como combinaciones de a dos o tres familias en forma conjunta).

### *Abundancia de los principales taxones en función del grado de disturbio*

La variación en la abundancia de cada familia en función de la intensidad de pastoreo se realizó empleando modelos GLMs basados en distribución de Poisson o binomial negativa dependiendo de la sobredispersión de los datos (solo se analizaron aquellos taxones cuya abundancia fue mayor al 1% con respecto al total de individuos). Lo análisis que consideraron la variación interanual, se llevaron a cabo con modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) con el grado de disturbio como efecto fijo y el año de muestreo como aleatorio. Para facilitar la interpretación sólo se graficaron aquellas familias que evidenciaron respuestas significativas respecto a la intensidad del pastoreo.

### *Gremios tróficos en función de la intensidad de pastoreo.*

Las variaciones en las abundancias de los cinco gremios tróficos en función del gradiente de pastoreo fueron analizadas mediante modelos GLMs y GLMMs similares al análisis de las abundancias de las principales familias. Del mismo modo también sólo se representaron gráficamente aquellos gremios que presentaron respuesta significativa frente al pastoreo.

### *Riqueza y diversidad de los ensamblajes*

Se analizó la variación en la riqueza y diversidad taxonómica de los ensamblajes en función de la intensidad de pastoreo utilizando curvas de rarefacción/extrapolación.

## Resultados

### *Ensambls de familias de artrópodos y disturbio por pastoreo ovino*

Como se reportó en el capítulo anterior, no se encontró una respuesta general de los ensambles de artrópodos al pastoreo ovino. Esto se vio reflejado tanto en el ordenamiento NMDS como el análisis de PERMANOVA (Figura 4.1;  $F_{(2;33)} = 0,91$ ;  $p = 0,57$ ).

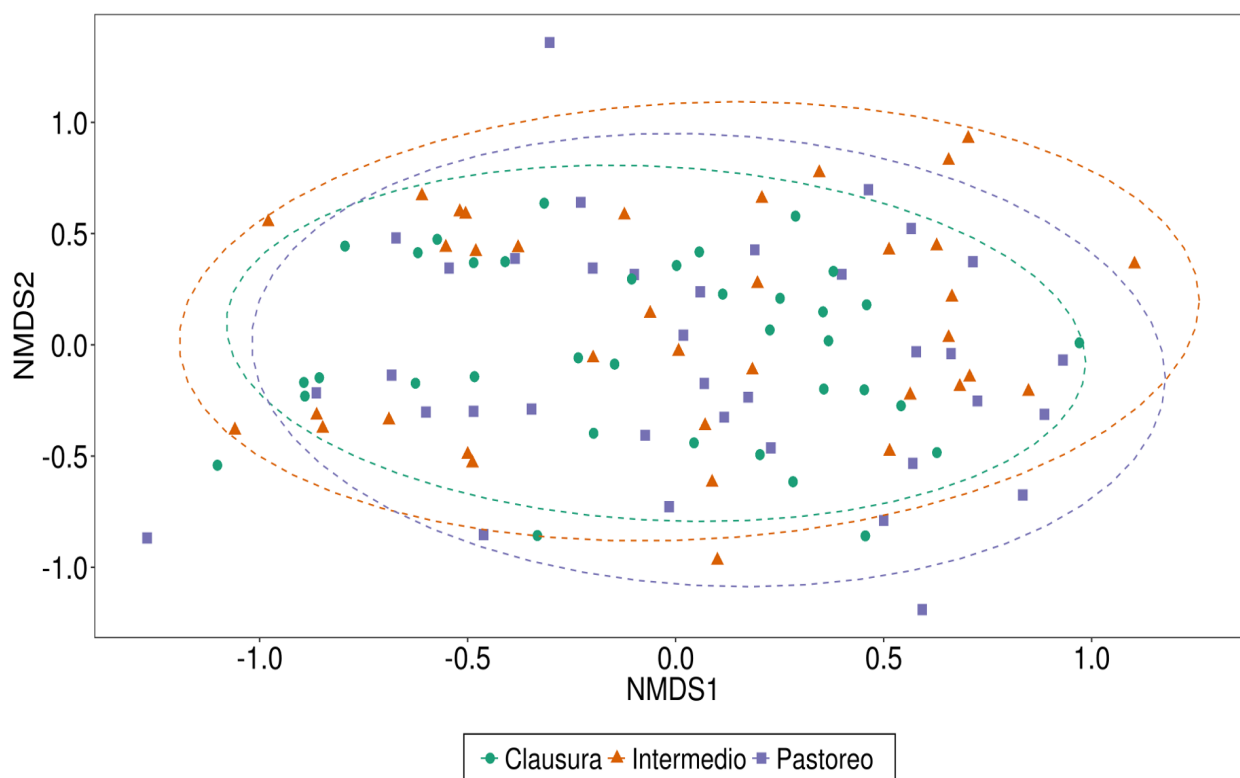


Figura 4.1: ordenamiento NMDS de las muestras totales ( $n = 108$ ) con distinto grado de disturbio en función de las abundancias de las familias de artrópodos (stress = 0,21). Con líneas punteadas se muestran las elipses de confianza al 95 %.

De la misma manera, al considerar las especies arbustivas y las estaciones por separado, tampoco se encontró una variación significativa de los ensambles de artrópodos en función del gradiente de disturbio (Figura 4.2; Tabla 4.1).

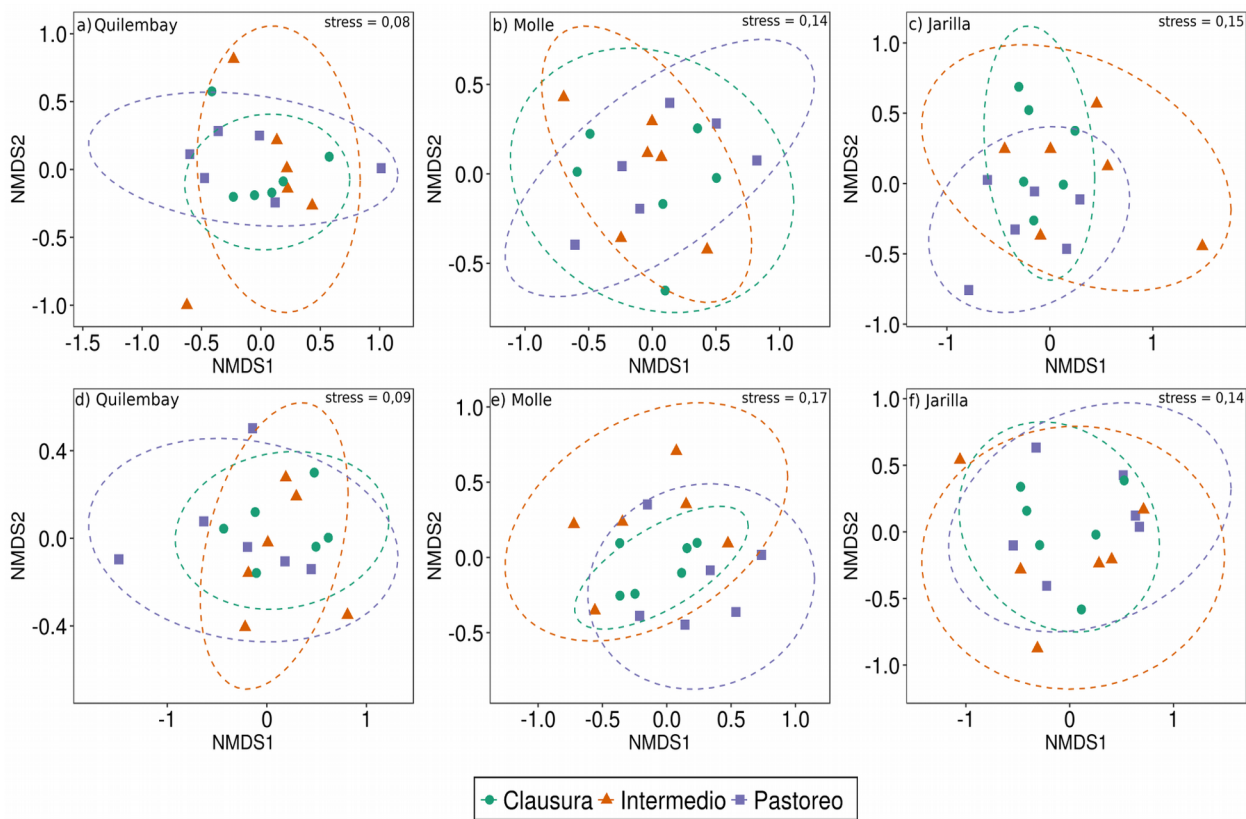


Figura 4.2: ordenamiento NMDS de los sitios con distinto grado de disturbio en función de las abundancias de las familias de artrópodos para las tres especies de arbustos y las dos estaciones (n = 18). Las filas representan a la primavera (a,b y c) y al verano (d, e y f) respectivamente. Con líneas punteadas se muestran las elipses de confianza al 95 %.

Tabla 4.1: valores de los estadísticos  $F_{(2;15)}$  para los análisis PERMANOVAs de los ensambles de artrópodos asociados a las tres especies de arbustos en función del grado de disturbio. La significancia estadística se indica entre paréntesis. El año de muestreo se consideró como factor aleatorio.

	Primavera	Verano
Quilembay	0,42 (0,95)	0,96 (0,14)
Molle	0,72 (0,77)	1,13 (0,08)
Jarilla	1,34 (0,09)	0,78 (0,34)

#### Análisis de taxones indicadores de los distintos grados de disturbio

El único taxón indicador fue Tetragnathidae para los sitios ubicados en la clausura, sin embargo presentó un valor de índice menor a 0,5 (IndVal = 0,396;  $p = 0,005$ ). Además, estos sitios también fueron caracterizados por la presencia simultánea de Chrysomelidae, Formicidae y Araneidae (IndVal = 0,531,  $p = 0,002$ ). No se identificaron familias indicadoras de los sitios pastoreados e intermedios.

Al considerar la especie arbustiva y la estación climática, no se encontraron taxones característicos de los sitios con distintos grados de pastoreo ovino. Sin embargo, se identificó que la presencia simultánea de algunas familias fue característica en los sitios con diferente intensidad de pastoreo. En primavera la presencia conjunta de Cicadellidae, Coccoidea y Thomisidae fue indicadora de los sitios con disturbio intermedio para el quilembay. Mientras que los sitios de clausura fueron caracterizados por la combinación de Psocidae, Curculionidae y Encyrtidae para el molle, y por Chrysomelidae, Formicidae y Curculionidae para el caso de la jarilla (Tabla 4.2).

En verano, las presencias conjuntas de Coccinellidae e Issidae (quilembay), y Psyllidae y Coccinellidae (molle) fueron indicadoras de los sitios con mayor intensidad de pastoreo. Al mismo tiempo que la clausura fue caracterizada por la combinación de Salticidae y Thomisidae para el molle, y Anyphaenidae y Formicidae para la jarilla. (Tabla 4.2).

Tabla 4.2: valores como indicadores para las combinaciones de los taxones (no se encontraron familias individuales significativas) y su significancia estadística para los tres sitios con distinta intensidad de pastoreo (P =pastoreado, I = intermedio, C = clausura). Las especies de arbustos y las estaciones se consideraron por separado.

		Quilembay			Molle			Jarilla		
		P	I	C	P	I	C	P	I	C
Primavera	Taxones	---	Cicadellidae +Coccoidea +Thomisidae	---	---	---	Psocidae+ Curculionidae +Encyrtidae	---	---	Chrysomelidae +Formicidae +Curculionidae
	IndVal	---	0,833	---	---	---	0,745	---	---	0,775
	P	---	0,017	---	---	---	0,042	---	---	0,03
Verano	Taxones	Coccinellidae +Issidae	---	---	Psyllidae+ Coccinellidae	---	Salticidae+ Thomisidae	---	---	Anyphaenidae +Formicidae
	IndVal	0,816	---	---	0,763	---	0,795	---	---	0,806
	P	0,018	---	---	0,04	---	0,025	---	---	0,008

#### Abundancia de los principales taxones en función del grado de disturbio

La gran mayoría de las principales familias no respondieron de manera significativa a las distintas intensidades de disturbio (Tabla III Anexo A). Sin embargo, se detectó que Miridae y Coccinellidae fueron más abundantes en los sitios pastoreados mientras que Formicidae y Thomisidae incrementaron sus abundancias en la clausura (Figura 4.3).

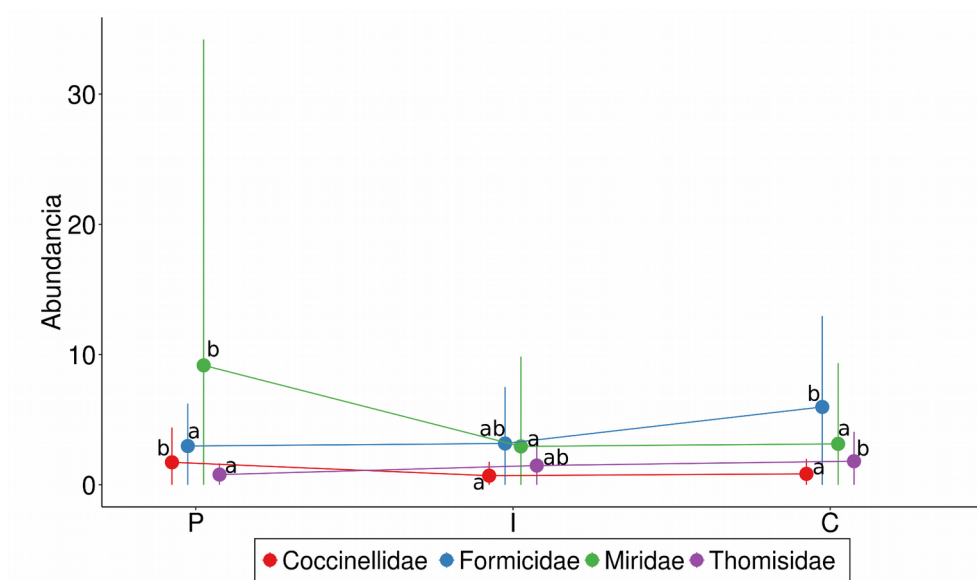


Figura 4.3: abundancia media por muestra (n = 108) y desvío estándar de las familias que respondieron significativamente al gradiente de pastoreo. P = pastoreado, I = intermedio, C = clausura. Las diferentes letras en el gráfico indican las diferencias significativas.

Al considerar las especies arbustivas y estaciones por separado se encontró que, en primavera, los míridos asociados a la jarilla fueron más abundantes en sitios disturbados. Para este mismo arbusto, los curculiónidos mostraron un patrón opuesto (Figura 4.4; Tablas IV Anexo A).

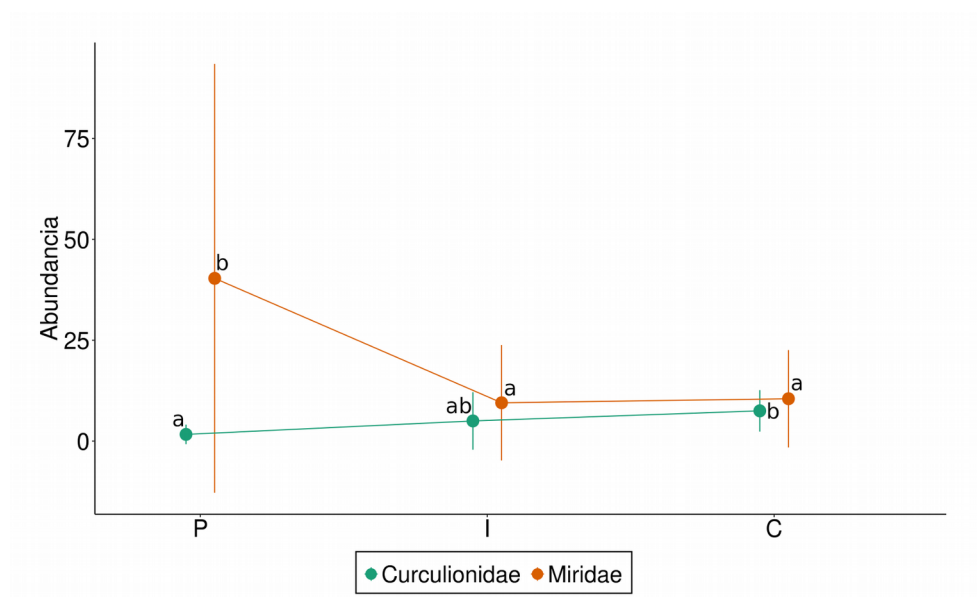


Figura 4.4: abundancia media por muestra (n = 18) y desvío estándar de las familias que respondieron significativamente al gradiente de disturbio para la jarilla en primavera. P = pastoreado, I = intermedio, C = clausura. Las diferentes letras en el gráfico indican las diferencias significativas.

En verano, Psyllidae y Coccinellidae incrementaron sus abundancias sobre el molle en los sitios pastoreados, mientras que Araneidae predominó en la clausura. Por otro lado, Formicidae (en el quilembay y la jarilla) y Thomisidae (para el molle y el quilembay) fueron más abundantes en los sitios de la clausura (Figura 4.5; Tabla V Anexo A).

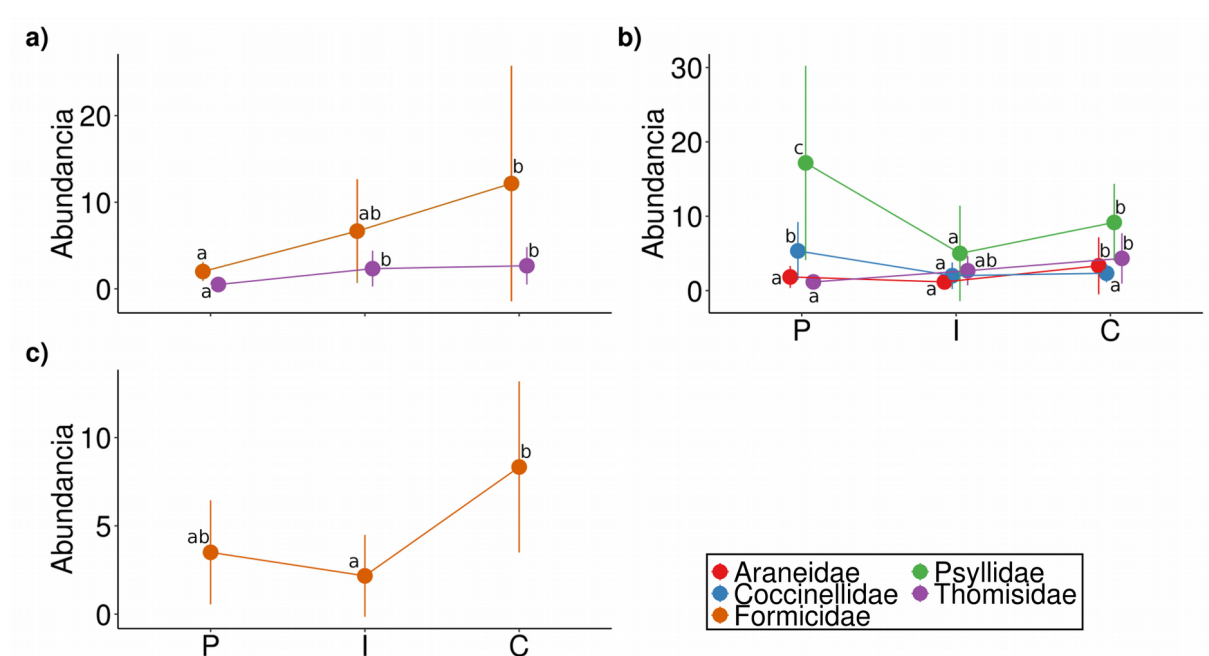


Figura 4.5: abundancia media por muestra (n = 18) y desvío estándar de las familias que respondieron significativamente al gradiente de disturbio en verano para el quilembay (a), el molle (b) y la jarilla (c). P = pastoreado, I = intermedio, C = clausura. Las diferentes letras en el gráfico indican las diferencias significativas.

#### *Gremios tróficos en función de la intensidad de pastoreo*

El análisis general evidenció que ningún gremio trófico varió significativamente su abundancia en relación a la intensidad de pastoreo (Tabla III Anexo A). Los únicos que respondieron en cierta medida a este disturbio fueron los artrópodos herbívoros. En primavera, los folívoros que habitan sobre la jarilla fueron más abundantes a medida que disminuyó la intensidad de pastoreo. Mientras que los herbívoros succionadores de savia asociados a este arbusto fueron más numerosos en los sitios pastoreados. En verano, este último gremio mostró el mismo patrón pero para el molle (Figura 4.6).

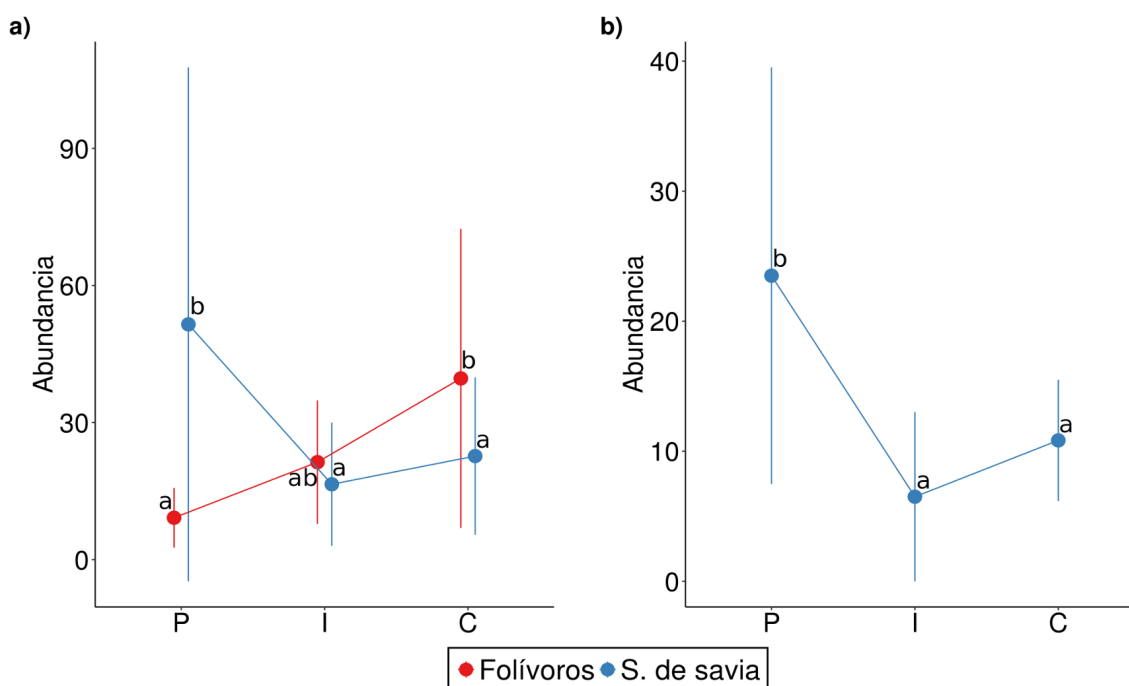


Figura 4.6: abundancia media por muestra ( $n = 18$ ) y desvío estándar de los gremios tróficos que respondieron significativamente al gradiente de disturbio para la jarilla en primavera (a) y el molle en verano (b). P = pastoreado, I = intermedio, C = clausura. Las diferentes letras en el gráfico indican las diferencias significativas.

#### Riqueza y diversidad de los ensambles

El análisis general mostró que no se encontraron diferencias significativas en la riqueza y diversidad de familias entre sitios con distintos grados de disturbio (Figura 4.7 a y b; Tabla VI Anexo A). El mismo resultado se obtuvo al considerar las estaciones y las tres especies de arbustos por separado (Tablas VII y VII Anexo A). La única respuesta identificable fue en primavera, cuando se observó que los ensambles asociados al molle y la jarilla fueron menos diversos en los sitios con mayor intensidad de disturbio (Figura 4.7 c y d).

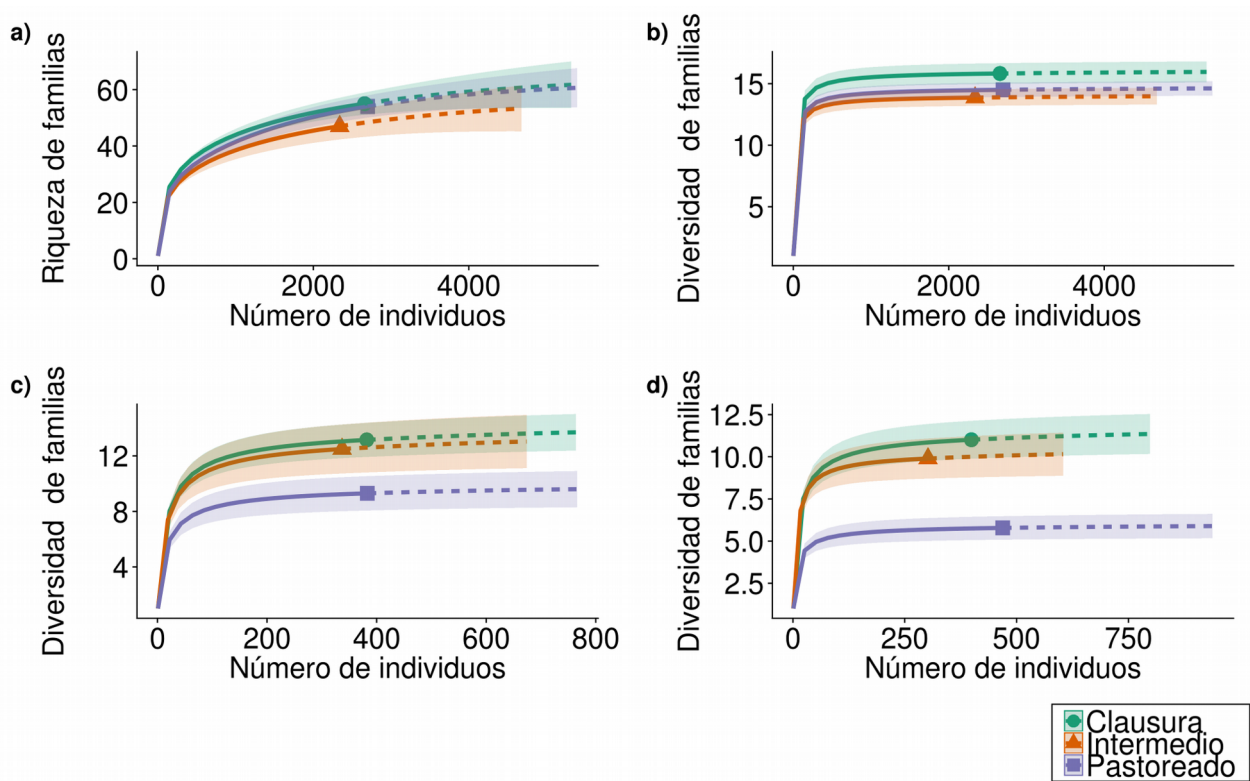


Figura 4.7: comparación de la riqueza y diversidad de familias en función de la intensidad de pastoreo mediante curvas de rarefacción/extrapolación. Las curvas a y b representan el análisis general considerando el total de las muestras ( $n = 108$ ). Las curvas c y d indican los únicos análisis particulares ( $n = 18$ ) que resultaron significativos (diversidad en primavera para molle y jarilla respectivamente). La diversidad de familias está estimada a partir del exponencial del índice de Shannon ( $q = 1$ ). La línea punteada señala la extrapolación hasta el doble del tamaño muestral. Las bandas coloreadas indican los intervalos de confianza al 95 % y los símbolos sobre las curvas representan los valores observados.

## Discusión

El disturbio por pastoreo ovino no modificó la estructura general de los ensambles de insectos y arácnidos que habitan el canopeo de los arbustos estudiados. Estos hallazgos coinciden con lo hallado en otras comunidades de artrópodos (Bestelmeyer y Wiens, 2001; Mysterud et al., 2005; Kőrösi et al., 2012; Spalinger et al., 2012). Si bien se encontró que algunos taxones o gremios tróficos puntuales se beneficiaron o perjudicaron por el pastoreo, esto no se vio reflejado en los patrones generales de la comunidad. Al mismo tiempo, estas respuestas fueron muy disímiles entre sí, difiriendo tanto entre arbustos hospedadores como entre estaciones, por lo que tampoco se pudo identificar un patrón general. De esta forma, los resultados de este capítulo no concuerdan con lo esperado según la hipótesis originalmente planteada. Por lo tanto los ensambles de artrópodos aquí estudiados no respondieron de manera significativa a este disturbio.



Esta respuesta neutral al pastoreo puede estar relacionada a varios factores. En primer lugar, la baja palatabilidad relativa de los arbustos analizados, probablemente reflejada en una arquitectura vegetal que no varió a lo largo del gradiente de disturbio, podría atenuar los efectos directos e indirectos del pastoreo sobre las comunidades de artrópodos del canopeo (Landsberg et al., 1999; van Klink et al., 2015). Además, la disposición espacial de la vegetación en forma de parches (Bisigato et al., 2009) podría favorecer una recolonización por parte de los artrópodos desde las plantas no disturbadas hacia los ejemplares de arbustos momentáneamente afectados por el pastoreo (Sanchez y Parmenter, 2002; Begon et al., 2006). Esto ayudaría a mantener una composición relativamente constante más allá del grado de disturbio. Finalmente, se ha postulado que la biota de la región patagónica ha estado influenciada fuertemente por una larga historia de pastoreo por herbívoros nativos (Adler et al., 2004; Cheli, 2009). Entonces, la falta de respuesta de los ensamblajes de artrópodos del canopeo arbustivo podría estar influenciada por una cierta preadaptación de estas comunidades al disturbio por pastoreo.

Solo se detectaron respuestas significativas de la diversidad de los ensamblajes para la primavera y sólo en dos de las tres especies arbustivas estudiadas (molle y jarilla). Dado que la riqueza taxonómica también se mantuvo constante, los cambios en la diversidad podrían ser relacionados con variaciones en la abundancia de taxones dominantes (Magurran, 2004; Schowalter, 2016). Un ejemplo de esto podrían ser los míridos, insectos que incrementaron sus abundancias en sitios pastoreados, lo cual llevaría a un descenso en la equitatividad comunitaria y consecuentemente a una disminución en la diversidad de determinados ensamblajes frente al disturbio. Por otro lado, se ha documentado que los efectos del pastoreo sobre los artrópodos del canopeo se hacen más notorios en la época donde se producen los picos de crecimiento vegetativo y aparición de hojas nuevas (Moran, 2014), que para el área de estudio se da entre los meses de septiembre y noviembre (Campanella y Bertiller, 2009). Así, es esperable que las respuestas significativas de la diversidad hayan sido más evidentes durante la primavera.

Los resultados de esta tesis son opuestos a lo encontrado por Cheli (2009) para ensamblajes de familias de artrópodos epigeos en la misma región (en donde los insectos y arácnidos fueron más diversos en sitios con intensidades de disturbio intermedias y altas). Estas disimilitudes probablemente se relacionen con la diferencia en la composición

taxonómica y ecológicas entre los ensambles que habitan el suelo y los asociados al canopeo arbustivo (ver capítulo tres). Se ha demostrado que las particulares adaptaciones e historia natural de cada grupo taxonómico determina en gran medida la respuesta de los ensambles a los disturbios (van Klink et al., 2015). Así, los insectos y arácnidos de la región que habitan sobre el canopeo arbustivo y los epigeos responden de manera diferencial al pastoreo ovino, reflejando la diversidad de interacciones y patrones que se dan en estas comunidades.

La estructura trófica general tampoco varió como respuesta al pastoreo, sin embargo se detectaron variaciones particulares dependientes de la estación climática y la especie arbustiva. Los únicos artrópodos que fueron afectados en cierta manera por el gradiente de disturbio fueron los herbívoros. Esto coincide con otros trabajos que han destacado a este gremio como un grupo sensible e indicador del pastoreo (Littlewood et al., 2012; Moran, 2014), respondiendo incluso en situaciones donde distintas características de la vegetación no son alteradas por este disturbio (Rickert et. al, 2012).

La respuesta de los artrópodos herbívoros varió dependiendo de la estación climática, la especie arbustiva y también según la forma de alimentación. La disminución de las abundancias de los folívoros masticadores sobre la jarilla en los sitios más pastoreados en primavera puede explicarse en función de los coleópteros curculiónidos. Se destaca a esta familia como un posible indicador de sitios no disturbados ya que se encontró en las combinaciones de taxones que caracterizaron a la clausura y fue más abundante en estos sitios. Este resultado coincide con lo hallado por Molina et al. (1999), quienes encontraron que los curculiónidos se asociaron con ambientes menos degradados en el Chaco Árido argentino. Cabe destacar que la respuesta negativa del gremio de los folívoros frente al pastoreo podría también estar influenciada por las variaciones en las abundancias de las larvas de lepidópteros, las cuales son particularmente sensibles a los efectos directos por parte del ganado (e.g predación accidental y pisoteo) debido principalmente a su baja movilidad (van Noordwijk et al., 2012; Daniels, 2015). Por otra parte, se encontró lo opuesto en el caso de los herbívoros succionadores de savia que se vieron beneficiados por el disturbio, incrementando sus abundancias en los sitios más cercanos a las aguadas. Esto puede relacionarse con las variaciones en las abundancias de los

principales hemípteros. En primavera, por ejemplo, el gremio trófico siguió el mismo patrón que los míridos que habitan sobre la jarilla, mientras que en el verano coincidió con la respuesta de los psílidos que viven sobre el canopeo del molle.

Dado que el análisis de la estructura trófica reveló que la abundancia de enemigos naturales (predadores y parasitoides) permaneció constante entre los niveles de disturbio, es probable que las variaciones en las abundancias de los herbívoros estén relacionadas con efectos “bottom up” a través de las modificaciones físicas o químicas en los arbustos hospedadores. Debido a que la complejidad estructural del canopeo no varió significativamente frente al pastoreo, los patrones evidenciados por los artrópodos herbívoros frente al disturbio no podrían ser explicados en función de la arquitectura. Antecedentes para la región muestran que el pastoreo ovino puede alterar otras características físicas de los arbustos no incluidas en esta tesis como la cobertura interna del follaje o la fenología (Bisigato et al., 2013). Cambios en los estadios fenológicos de los arbustos podrían representar variaciones en la disponibilidad de recursos, principalmente alimenticios, para los insectos herbívoros (González-Megías et al., 2005). Además, variaciones en la cobertura interna de la vegetación pueden repercutir sobre los artrópodos a través de cambios en el microclima del canopeo arbustivo (Dennis et al., 2015). Entonces, es probable que la consideración en estudios a futuro de estas u otras variables físicas relacionadas ayuden a interpretar los patrones aquí obtenidos.

Si bien el análisis de las características químicas de las especies vegetales no estuvo dentro de los objetivos de la tesis, estas variables están entre los principales reguladores de las comunidades de artrópodos de canopeo (Schoonhoven et al., 2005) y no puede ser pasada por alto. Muchas teorías intentan explicar la relación entre los disturbios, la composición química de las plantas y las poblaciones de insectos herbívoros. Entre ellas se destaca el efecto de la correlación positiva entre la intensidad de pastoreo, el contenido de nitrógeno y la concentración de metabolitos secundarios en la vegetación (Hartley y Jones, 1996). En este sentido, se ha encontrado que el pastoreo bajo determinadas circunstancias trae como consecuencia un aumento en el contenido de nitrógeno de los tejidos vegetales (Turner et al., 1993; Moran, 2014). Este elemento es fundamental para la supervivencia y reproducción de los artrópodos (Strong et al., 1984; Pérez-Harguindeguy

et al., 2003). El aumento en la concentración de nitrógeno se puede producir a través de la relocalización de nutrientes desde la raíz hacia la parte aérea para incrementar el crecimiento en respuesta al ramoneo (Moran, 2014). Sin embargo, este fenómeno también puede ser consecuencia de la mayor densidad de fecas producidas por el ganado ovino en las proximidades de las aguadas (Bär Lamas et al., 2013; Cheli et al., 2016b), lo que representa un aporte adicional de nitrógeno al suelo (Battisti et al., 2016). El incremento en el contenido de nitrógeno en los fluidos vegetales beneficia a poblaciones de determinados taxones (Danell y Huss-Danell, 1985; Mysterud et al., 2005), particularmente a los succionadores de savia que están fuertemente limitados por este recurso (Denno et al., 1986; Boyer et al., 2003). Además, en ambientes desérticos, estos artrópodos se tornan más abundantes como respuesta al aumento de la concentración de nitrógeno en sus plantas hospedadoras (Lightfoot y Whitford, 1987; Boyer et al., 2003). Entonces, lo mencionado anteriormente podría explicar la elevada abundancia de los succionadores de savia en los sitios más disturbados.

Por otro lado, el ramoneo por herbívoros también pueden derivar en un incremento en los niveles de metabolitos secundarios, especialmente en ecosistemas áridos (Hartley y Jones, 1996; Cavagnaro et al., 2003). Este tipo de compuestos (fenoles, taninos, etc.) afecta la reproducción, desarrollo y supervivencia de muchos insectos fitófagos (Schowalter, 2016). En el caso particular de los arbustos asociados a ambientes áridos, esta respuesta química varía de acuerdo a la especie vegetal (Cavagnaro et al., 2003). Asimismo, se ha encontrado que las defensas químicas tienen un mayor impacto sobre los artrópodos con aparato bucal masticador en comparación con los succionadores de savia (Lightfoot y Whitford, 1987). Esto perjudica principalmente a los folívoros masticadores que, a diferencia de los succionadores de savia, no pueden evitar ingerir una cantidad de componentes estructurales de difícil digestión y metabolitos tóxicos (Schoonhoven et al., 2005). Así, la menor abundancia de folívoros en los sitios más disturbados podría también relacionarse a un incremento en la concentración de metabolitos secundarios en los tejidos vegetales.

A pesar de que los predadores no evidenciaron una respuesta significativa al pastoreo, algunas familias de este gremio mostraron patrones que fueron consistentes entre los

diferentes análisis. Por ejemplo, las arañas Thomisidae, Araneidae y Tetragnathidae fueron características de sitios con bajos o nulos niveles de disturbio, coincidiendo con un resultado encontrado para varios grupos de arácnidos (Gibson et al., 1992; Warui et al., 2005; Dennis et al., 2015). El pastoreo perjudica especialmente a las arañas del follaje, muchas de las cuales han demostrado ser muy sensibles a modificaciones en la estructura del hábitat y a los efectos directos a través del pisoteo o ramoneo por parte del ganado (Wise, 1993; Horváth et al., 2009; Prieto-Benitez y Mendez, 2011). Por otro lado, los coleópteros Coccinellidae que habitan sobre el molle fueron más abundantes en los sitios más disturbados. Es probable que esto sea en respuesta al incremento en la abundancia de sus presas, particularmente de Psyllidae, que mostró el mismo patrón de abundancia y constituye uno de los ítems alimentarios (excluyendo los áfidos) preferidos por parte de los coccinélidos (Michaud y Olsen, 2004; Pluke et al., 2005).

Por último, se destaca el patrón evidenciado por las hormigas (Formicidae), las cuales fueron características de sitios de clausura. Debido a que el canopeo arbustivo en ambientes áridos es un hábitat secundario para las hormigas, principalmente utilizado para la actividad forrajera (Fernández, 2003), es probable que el impacto negativo más importante por parte del pastoreo sea a través de modificaciones en las condiciones edáficas. En relación con esto, se ha demostrado que el incremento en la compactación del sustrato como consecuencia del pisoteo por parte del ganado perjudica en gran medida a determinadas especies de hormigas que nidifican en el suelo (Boulton et al., 2005; Cheli, 2009; Hoffmann, 2010).

# **Capítulo 5: ensambles de artrópodos y su relación con la arquitectura de los arbustos hospedadores**

## **Introducción**

La interacción planta-artrópodo desempeña un rol fundamental en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Schowalter, 2016). Las relaciones entre ambos componentes son numerosas e intrincadas (Schoonhoven et al., 2005). Los artrópodos, al igual que el resto de la vida animal, requieren de las plantas para su existencia ya que constituyen la fuente de energía primaria, pero por otro lado también muchos invertebrados intervienen en procesos fundamentales para las plantas (e.g. polinización y dispersión de semillas) y han desempeñado un papel primordial en su evolución (Marquis, 2004). Al mismo tiempo, la planta hospedadora representa un recurso variable y heterogéneo que determina la distribución de los artrópodos (Marques et al., 2000), generando en muchas ocasiones que a una especie vegetal se asocie un ensamble particular de insectos y arácnidos (Forbes et al., 2005; Rango, 2005; Ávalos et al., 2007; Huffman et al., 2009). Entre otras causas, la composición de estos ensambles está determinada por la historia natural y abundancia de la planta hospedadora, el tiempo evolutivo de la coexistencia artrópodo-planta, la eficiencia de los mecanismos de defensas antiherbívoros y la arquitectura vegetal (van Klink et al., 2015).

Es conocido que las características físicas de las especies vegetales, como la arquitectura del canopeo, tienen una fuerte influencia en la estructura comunitaria de los artrópodos que habitan sobre las plantas (Lawton, 1983; Rudgers y Whitney, 2006; Huffman et al., 2009; Spears y MacMahon, 2012). A escala de individuo, la arquitectura del canopeo se define en términos de tamaño y de complejidad estructural (Gingras et al., 2002). Estas características vegetales afectan a los ensambles de insectos y arácnidos, modelando tanto las condiciones abióticas como las complejas interacciones entre ellos (e.g. herbívoro-predador y competencia intra e interespecífica) que se dan en este sistema biológico (Rudgers y Whitney, 2006; Obermaier et al., 2008). Hay consenso en que las plantas de mayor altura y complejidad generalmente proveen más recursos y permiten una mayor coexistencia entre insectos y arácnidos a través de una diferenciación vertical de los nichos ecológicos (Langellotto y Denno, 2004; Obermaier et al., 2008). Por lo tanto, es esperable una relación positiva entre la complejidad estructural del canopeo y la abundancia y diversidad de artrópodos (Lawton, 1983; Denno y Roderick, 1991; Schowalter, 2016).

En el desierto del Monte, a pesar de que los artrópodos constituyen el componente faunístico más abundante y diverso (Roig-Juñent y Flores, 2001), la mayoría de los trabajos enfocados en la interacción planta-animal están basados en vertebrados (Rundel et al., 2007). En este sentido, el presente capítulo pretende aportar conocimiento acerca de las particularidades de las especies arbustivas que actúan como modeladoras de las comunidades de insectos y arácnidos en esta región. Esta información resulta relevante para el desarrollo de estrategias y acciones concretas de conservación y manejo de los recursos naturales (Pryke y Samways, 2012).

Este capítulo tuvo como objetivos comparar la estructura de los ensambles de insectos y arácnidos en las tres especies de arbustos estudiadas en esta tesis; y analizar la variación entre estos ensambles en función de las principales características arquitectónicas de los arbustos hospedadores. Asociadas a estos objetivos, se plantearon las siguientes hipótesis: 1- las tres especies de arbustos están asociadas a ensambles de artrópodos bien diferenciados y característicos de cada una; y 2- la complejidad en la arquitectura del canopy tiene un efecto positivo sobre los ensambles de insectos y arácnidos, esperando que aquellas especies arbustivas con una estructura más compleja sustenten a un ensamble de artrópodos más abundante y diverso.

## **Materiales y métodos**

Como se recordará de los capítulos anteriores, tanto la arquitectura vegetal de los arbustos como la estructura de los ensambles de artrópodos del canopy no fueron afectadas de manera significativa por el pastoreo ovino. De esta forma, los análisis en el presente capítulo se llevaron a cabo sin tener en cuenta este disturbio ambiental. Entonces, los análisis se realizaron desde una perspectiva general ( $n = 108$ ) primero, para luego también considerar las estaciones por separado y la variación interanual como efecto aleatorio ( $n = 54$ ).

### *Ensamblajes de artrópodos y especies de arbustos hospedadores*

Siguiendo la metodología general empleada en el resto de esta tesis, los ensambles asociados a las especies arbustivas fueron visualizados mediante ordenamientos NMDS y la significancia estadística entre sus disimilitudes fue analizada mediante PERMANOVAs.



Recordando la estimación del esfuerzo de muestreo mínimo (ver capítulo dos), cada muestra es el resultado de los datos correspondientes a los artrópodos capturados en cinco individuos de arbustos. En los ordenamientos por estación, para visualizar los principales taxones característicos de cada ensamble, se incluyeron en el gráfico sólo los scores de las familias con una abundancia mayor al 1 % con respecto al total de ejemplares capturados.

#### *Análisis de taxones indicadores*

Se utilizó el índice IndVal para encontrar aquellos artrópodos que actuaron como indicadores significativos de los tres arbustos estudiados, primero en forma individual y luego como combinaciones de dos o tres familias en forma conjunta.

#### *Abundancias de los principales taxones y su relación con los arbustos*

Se analizó la variación en las abundancias de las diez familias con mayor representación en relación a los conteos totales. Para esto se utilizaron modelos GLMs basados en la distribución Poisson o binomial negativa dependiendo de la sobredispersión de los datos. Para realizar el análisis particular por estación se emplearon modelos mixtos (GLMMs) incluyendo la variación interanual como efecto aleatorio.

#### *Abundancias de los gremios tróficos en función de los arbustos*

La variación en las abundancias de los gremios tróficos en función de los arbustos hospedadores se analizó utilizando modelos con la misma estructura que en los análisis de las abundancias de las principales familias.

#### *Riqueza y diversidad de los ensambles*

La comparación de los parámetros de riqueza y diversidad de familias de artrópodos entre especies de arbustos se realizó mediante curvas de rarefacción/extrapolación construidas a partir de los números de Hill (ver capítulo dos).

#### *Ensamblajes de artrópodos y variables arquitectónicas del canopy*

La estructura de los ensambles y su relación con las variables asociadas con la arquitectura de la vegetación (altura, área de canopy e índice IDC) se analizó mediante

un análisis de redundancia basado en distancia (dbRDA) (Legendre y Anderson, 1999). Este método canónico permite analizar la relación directa entre las matrices comunitarias y los descriptores ambientales (en este caso las variables arquitectónicas) y resulta apropiado para estudiar los cambios en la composición de las comunidades a lo largo de gradientes ambientales como la complejidad estructural (Legendre y Legendre, 2012). La técnica dbRDA es similar al análisis de redundancia pero se adapta a otras medidas de distancia más apropiadas a datos de comunidades biológicas (Legendre y Legendre, 2012), manteniéndose además la misma matriz de similitud (Bray Curtis) empleada para los NMDS y PERMANOVAs. Los dbRDA se llevaron a cabo con las variables vegetales estandarizadas debido a que por su naturaleza fueron medidas en diferentes unidades. La estandarización se realizó de la siguiente manera:

$$z_i = \frac{y_i - \bar{y}}{s_i}$$

donde:

$y_i$  = variable sin transformar

$\bar{y}$  = media de la variable

$s_i$  = desvío estándar de la variable

El número de permutaciones a la cual se testeó tanto la significancia del modelo global como los ejes individuales fue de 999. El ordenamiento fue graficado sobre la base de un escalamiento simétrico (scaling = 3) de los scores, tanto de los taxones como de los sitios. Los análisis fueron realizados empleando las funciones `decostand` () y `capscale` () del paquete `vegan` (Oksanen, 2015). Para una mejor visualización de los resultados, sólo se graficaron los scores de las familias con una abundancia mayor al 1 %.

## **Resultados**

### *Ensamblajes de artrópodos y especies de arbustos hospedadores*

Se identificó un ensamble de artrópodos particular en cada especie arbusto. Esto se evidenció tanto en el ordenamiento NMDS como en el análisis de PERMANOVA asociado (Figura 5.1;  $F_{(2;106)} = 16,93$ ;  $p = 0,001$ ). Los contrastes pareados, además de indicar que los tres ensambles fueron diferentes, señalaron que los asociados al quilembay y jarilla fueron los que más se diferenciaron entre sí, mientras que el ensamble del molle presentó

cierto solapamiento con las otras dos especies de arbustos, principalmente con la jarilla (Tabla 5.1).

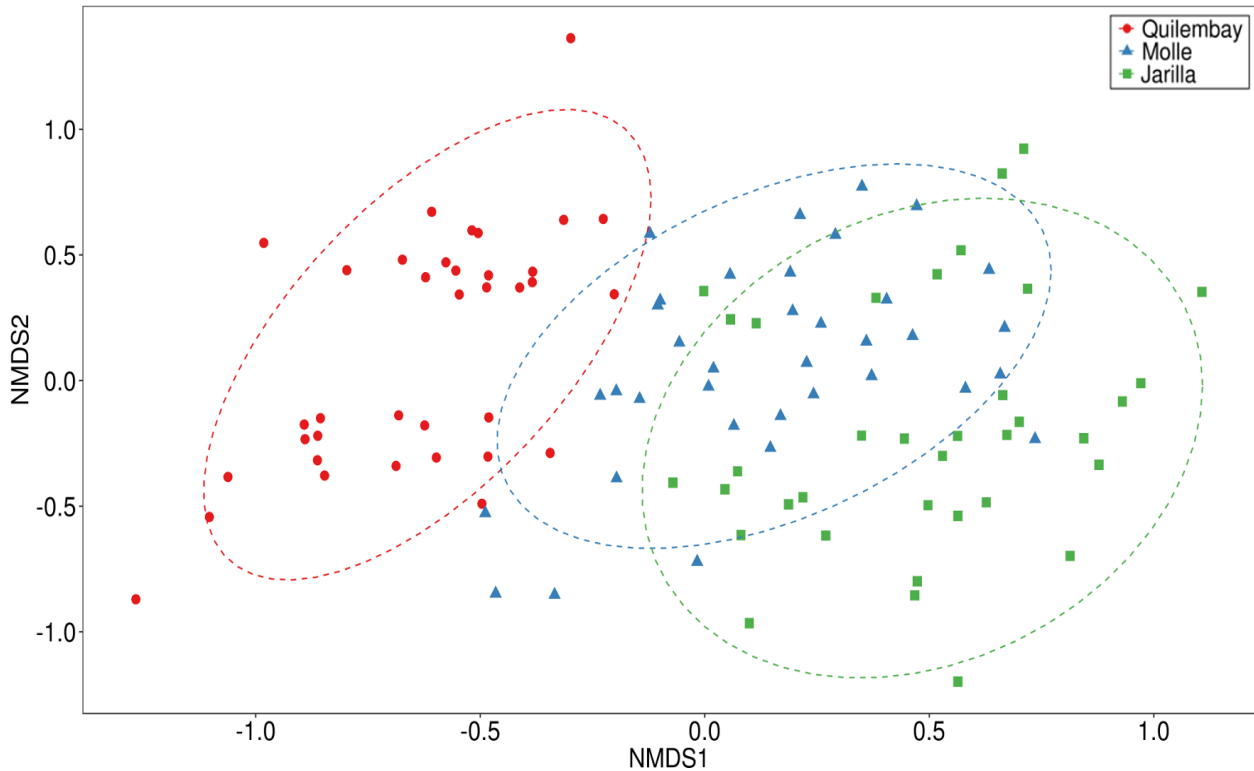


Figura 5.1: ordenamiento NMDS de las muestras totales ( $n = 108$ ) en función de las abundancias de las familias de artrópodos para las tres especies arbustivas (stress = 0,21).

La estructura de la comunidad de artrópodos también varió significativamente al considerar la estacionalidad: primavera ( $F_{(2;51)} = 14,82$ ;  $p = 0,001$ ; Figura 5.2) // verano ( $F_{(2;51)} = 11,63$ ;  $p = 0,001$ ; Figura 5.3). Se destaca el caso particular del quilembay como el arbusto con el ensamble de artrópodos más diferenciado. Al igual que el patrón general, los ensambles asociados a la jarilla y al molle fueron algo más similares entre sí, evidenciándolo en la mayor superposición entre grupos mostrada en los ordenamientos NMDS. A pesar de esto, los contrastes de los PERMANOVAs fueron todos significativos, indicando que los tres arbustos presentaron diferentes ensambles de artrópodos en ambas estaciones (Tabla 5.1).

Tabla 5.1: valores de los estadísticos F para los contrastes de a pares de los análisis PERMANOVAs para las tres especies de arbustos. Entre paréntesis se indica la significancia estadística. En los análisis por estación el año de muestreo se consideró como factor aleatorio.

	Análisis general ( $F_{1,70}$ )		Primavera ( $F_{1,34}$ )		Verano ( $F_{1,34}$ )	
	Quilembay	Molle	Quilembay	Molle	Quilembay	Molle
Quilembay	x		x	x	x	x
Molle	17,41 (0,001)	x	16,05 (0,003)	x	13,61 (0,003)	x
Jarilla	23,19 (0,001)	10,01 (0,001)	20,51 (0,003)	8,84 (0,003)	17,53 (0,003)	4,46 (0,006)

En primavera, el ensamble del quilembay se destacó por presentar mayores abundancias de Cicadellidae, Coccoidea y Psocidae. Chrysomelidae y las arañas Salticidae y Araneidae se asociaron al molle. Mientras que el ensamble propio de la jarilla se caracterizó por elevadas abundancias de Miridae, Formicidae, Curculionidae y Psyllidae durante esta estación (Figura 5.2).

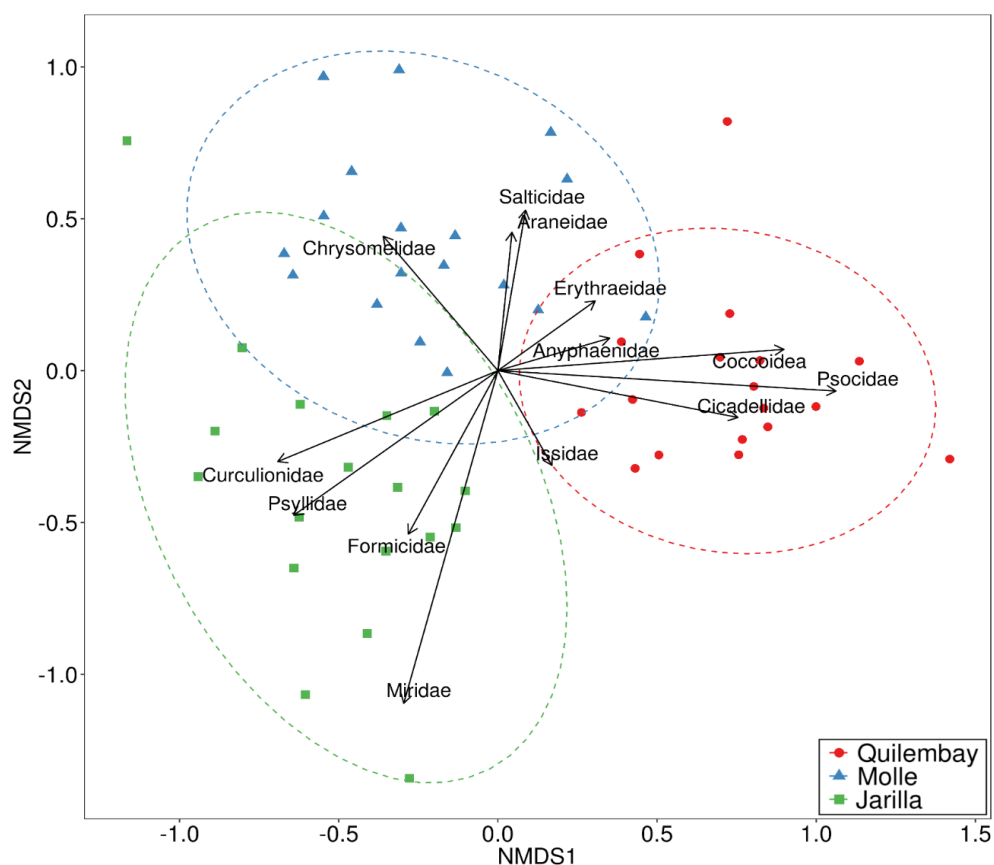


Figura 5.2: ordenamiento NMDS de las muestras de primavera (n = 54) para las tres especies de arbustos (stress = 0,18). Con líneas punteadas se muestran las elipses de confianza al 95 %. En el gráfico se indican los scores de las familias con una abundancia mayor al 1 %.

Durante el verano, el ensamble del quilembay se caracterizó principalmente por presentar mayores abundancias de Phlaeothripidae, Anyphaenidae y de Cicadellidae. Si bien los ensambles en los otros dos arbustos no fueron claramente separados durante esta estación del año, Psyllidae, Psocidae y Pentatomidae contribuyeron a la diferenciación del grupo conjunto de artrópodos formado por ambos arbustos (Molle y Jarilla) (Figura 5.3).

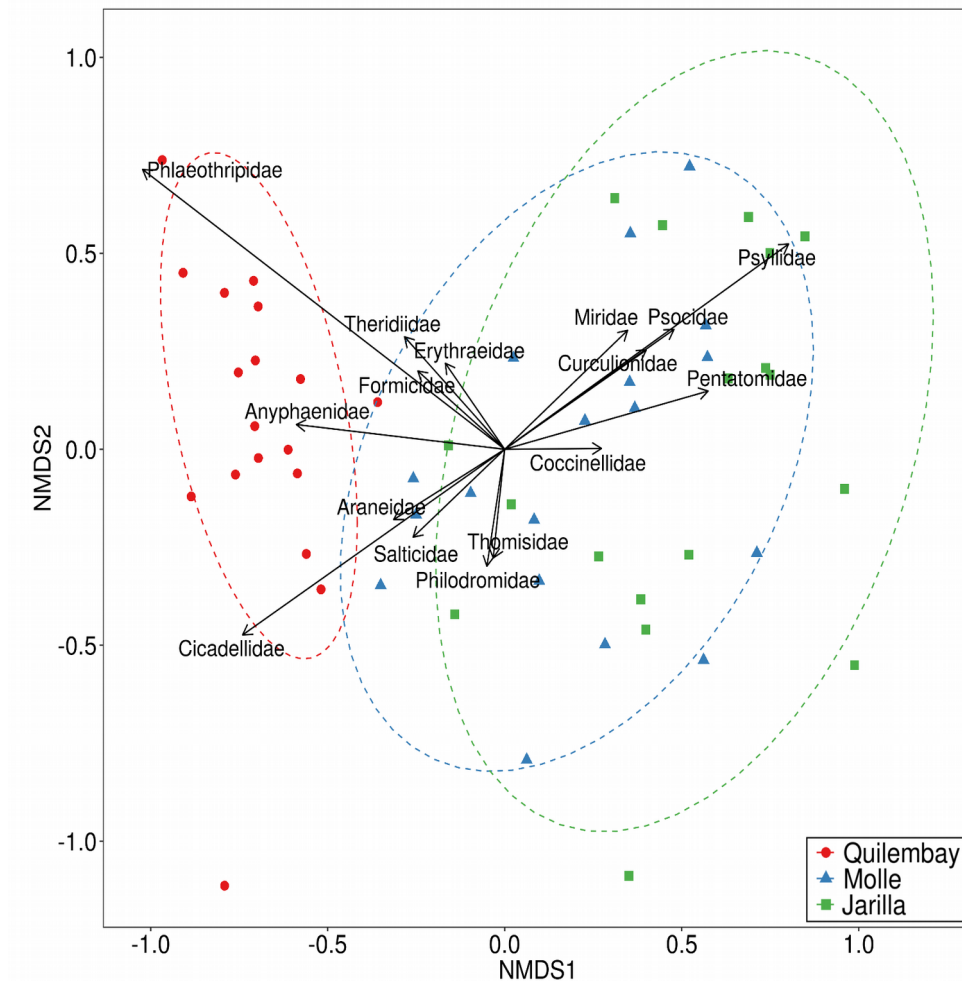


Figura 5.3: ordenamiento NMDS de las muestras de verano (n = 54) para las tres especies de arbustos (stress = 0,17). Con líneas punteadas se muestran las elipses de confianza al 95 %. En el gráfico se indican los scores de las familias con una abundancia mayor al 1 %.

### *Análisis de taxones indicadores*

Como resultado general, Cicadellidae (IndVal = 0,878;  $p = 0,001$ ) y Coccoidea (IndVal = 0,674;  $p = 0,001$ ) fueron los principales taxones característicos del ensamble asociado al quilembay. Los coleópteros Coccinellidae fueron los únicos indicadores significativos del molle (IndVal = 0,822;  $p = 0,001$ ), mientras que Hemerobiidae lo fue para el ensamble de jarilla (IndVal = 0,527;  $p = 0,001$ ).

En primavera se hallaron resultados similares al patrón general, siendo Cicadellidae, Coccoidea y Philodromidae los taxones indicadores más característicos del ensamble asociado al quilembay. Mientras que Coccinellidae y Hemerobiidae lo fueron para el molle y la jarilla respectivamente. Sin embargo, la presencia conjunta de Miridae, Psyllidae y Formicidae resultó ser una característica altamente significativa del ensamble asociado a este arbusto en esta misma estación (Tabla 5.2).

En verano, al igual que en primavera, Cicadellidae fue una familia característica del quilembay, aunque también lo fueron Phlaeothripidae y Oribatulidae, entre otras. Los coleópteros Coccinellidae y Chrysomelidae resultaron buenos indicadores del ensamble asociado al molle. Para el caso de la jarilla, no se encontró ningún taxón individual como indicador significativo; sin embargo, la presencia conjunta de Psyllidae y Formicidae fue característica de este ensamble (Tabla 5.2).

Tabla 5.2: valores como indicadores para los taxones (individuales y combinados) y su significancia estadística para las tres especies de arbustos por estación.

	Arbusto	Taxón	IndVal	p	Taxones combinados	IndVal	p
Primavera	Quilembay	Cicadellidae	0,904	0,001			
		Coccoidea	0,819	0,001	Anyphaenidae + Cicadellidae	0,908	0,001
		Philodromidae	0,711	0,001			
	Molle	Coccinellidae	0,775	0,001	Araneidae + Coccinellidae	0,856	0,001
	Jarilla	Hemerobiidae	0,577	0,003	Miridae + Psyllidae + Formicidae	0,858	0,001
Verano	Quilembay	Phlaeothripidae	0,855	0,001			
		Cicadellidae	0,853	0,001	Anyphaenidae + Phlaeothripidae	0,850	0,001
		Oribatulidae	0,643	0,001			
		Flatidae	0,577	0,004			
		Scutoverticidae	0,505	0,026			
	Molle	Coccinellidae	0,860	0,001	Psyllidae + Salticidae + Coccinellidae	0,899	0,001
		Chrysomelidae	0,651	0,001			
	Jarilla	---	---	---	Psyllidae + Formicidae	0,737	0,002

### Abundancias de los principales taxones y su relación con los arbustos

Los análisis de las abundancias individuales de las diez familias más dominantes mostraron una serie de patrones generales coincidentes con los análisis multivariados (Tabla IX Anexo A). Anyphaenidae, Cicadellidae, Phlaeothripidae y Psocidae (sólo en primavera), fueron más abundantes en el quilembay. Mientras que Chrysomelidae, Curculionidae y Psyllidae evidenciaron una respuesta contraria. Además, la abundancia relativa de Miridae fue máxima en la jarilla mientras que lo opuesto se observó para Salticidae. Finalmente, las hormigas fueron menos abundantes en el molle (Figura 5.4). Las respuestas no significativas se dieron principalmente en verano, donde la abundancia general de muchos de estos taxones fue relativamente baja.

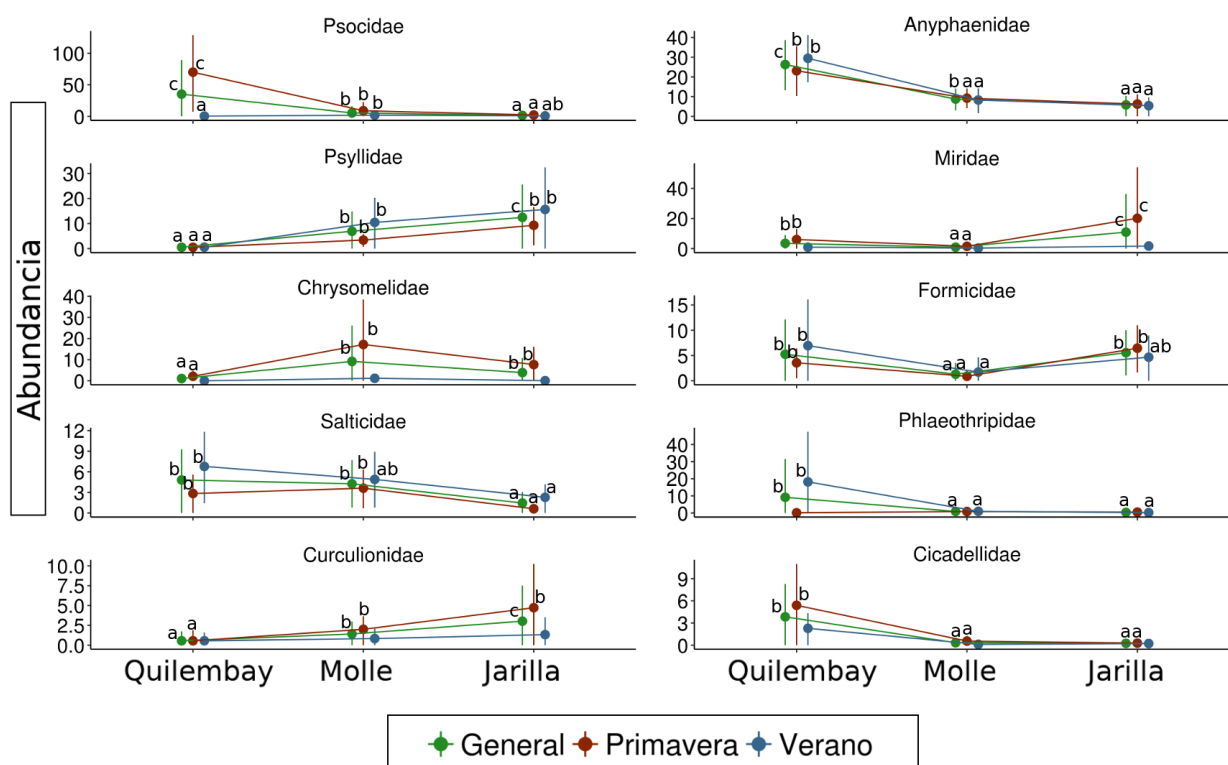


Figura 5.4: abundancia media por muestra y desvío estándar de las diez principales familias de artrópodos para las tres especies arbustivas. Los análisis se realizaron de manera general para los muestras totales ( $n = 108$ ) y por estación ( $n = 54$ ). Sólo se indican con diferentes letras las diferencias significativas.

#### Abundancias de los gremios tróficos en función de los arbustos

De manera general, tanto predadores como detritívoros fueron más abundantes en el quilembay, mientras que lo opuesto se observó para los folívoros masticadores. Los herbívoros succionadores de savia predominaron en la jarilla (resultado no evidenciado en el verano). Finalmente, la abundancia de parasitoides no varió entre arbustos hospedadores (Figura 5.5, Tabla IX Anexo A).



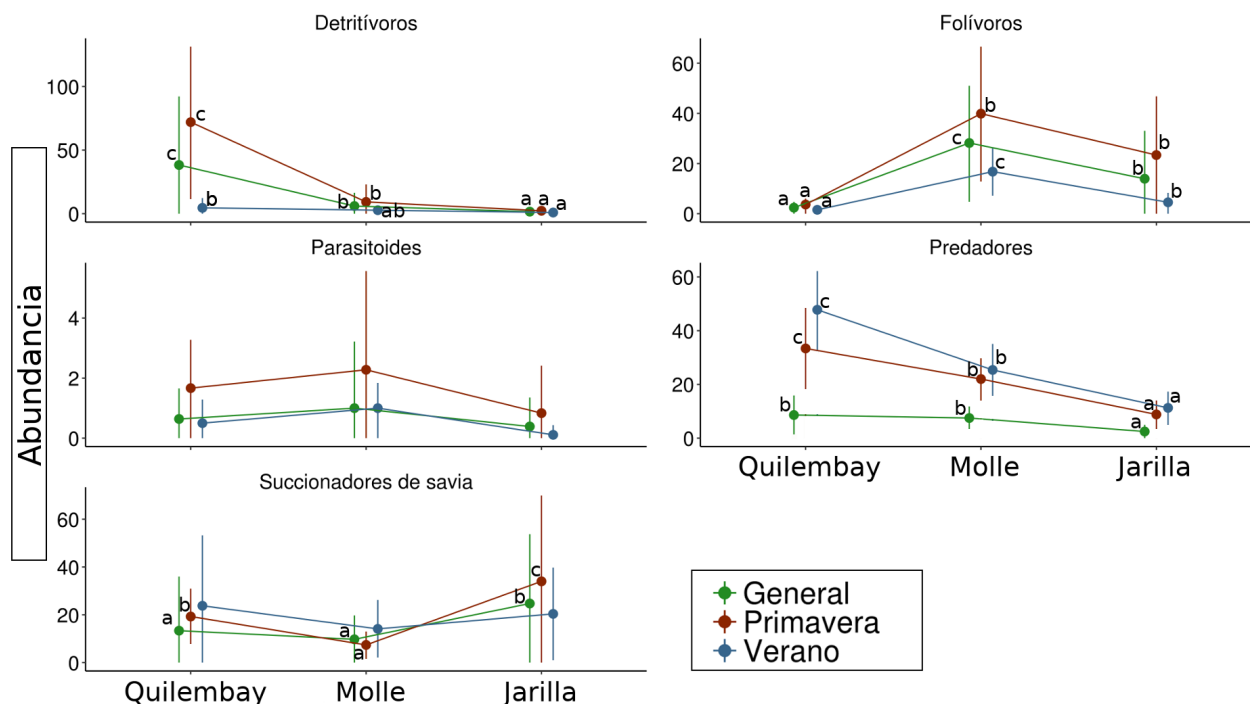


Figura 5.5: abundancia media por muestra y desvío estándar de los gremios tróficos para las tres especies arbustivas. Los análisis se realizaron de manera general para los muestras totales ( $n = 108$ ) y por estación ( $n = 54$ ). Sólo se indican con diferentes letras las diferencias significativas.

### Riqueza y diversidad de los ensambles

El análisis general mostró que no hubo diferencias significativas en la riqueza de los ensambles entre especies arbustivas. Al mismo tiempo que el molle presentó la mayor diversidad de artrópodos, mientras que las otras dos especies de arbustos presentaron valores semejantes entre sí (Figuras 5.6 a y b , Tabla X Anexo A).

En primavera, la riqueza de familias del ensamble asociado al molle fue mayor que en los otros arbustos. En esta misma estación, la diversidad evidenció el siguiente patrón molle > jarilla > quilembay, donde los valores de diversidad obtenidos para el ensamble del molle fueron más del doble de los encontrados para el caso del quilembay (Figura 5.6 c y d , Tabla X Anexo A).

En verano, los ensambles de artrópodos asociados al molle y al quilembay mostraron valores de riqueza taxonómica muy similares entre sí y algo mayores al caso de la jarilla. La diversidad fue mayor en el caso del molle, mientras que el quilembay y la jarilla presentaron ensambles con una diversidad similar (Figura 5.6 e y f , Tabla X Anexo A).

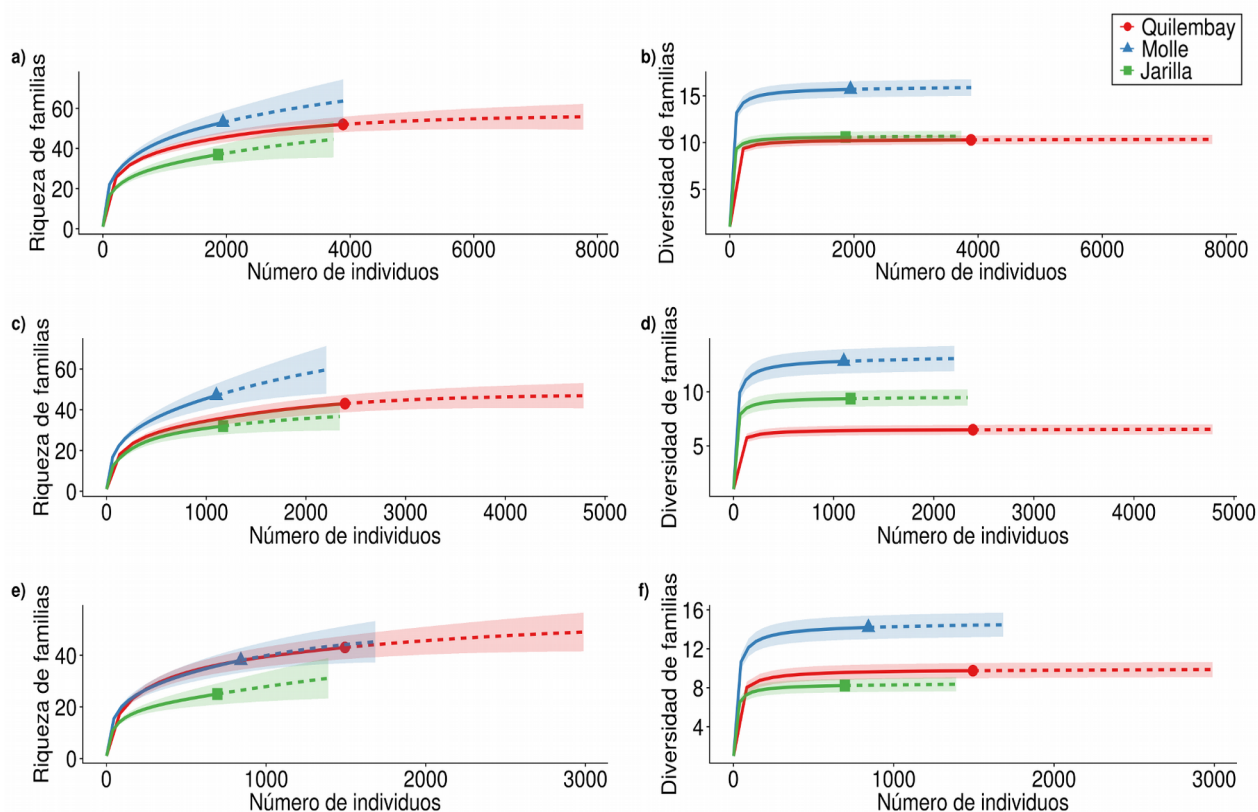


Figura 5.6: comparación de la riqueza y diversidad de familias por especie de arbusto mediante curvas rarefacción/extrapolación para los muestras totales (a y b;  $n = 108$ ), la primavera (c y d;  $n = 54$ ) y el verano (e y f;  $n = 54$ ). La diversidad de familias está estimada a partir del exponencial del índice de Shannon ( $q = 1$ ). La línea punteada señala la extrapolación hasta el doble del tamaño muestral. Las bandas coloreadas indican los intervalos de confianza al 95 % y los símbolos sobre las curvas representan los valores observados.

### Ensamblajes de artrópodos y variables arquitectónicas del canopeo

Las variables estructurales incluidas en los modelos dbRDA explicaron una proporción significativa de la variabilidad en los ensamblajes de artrópodos asociados a los distintos arbustos tanto en el análisis general ( $F_{(3;104)} = 8,41$  y  $p = 0,001$ ) como para la primavera ( $F_{(3;49)} = 7,55$  y  $p = 0,001$ ) y el verano ( $F_{(3;49)} = 5,88$  y  $p = 0,001$ ) en particular.

En el análisis general ( $n = 108$ ), se halló que el eje 1 explicó el 77 % de la variabilidad, representando un gradiente de complejidad estructural creciente del arbusto hospedador. En su extremo positivo se encontraron los ejemplares de jarilla y en el sector opuesto los correspondientes al quilembay. Mientras que el eje 2 (15 % de la variabilidad) principalmente diferenció a los ejemplares de molle en su sector positivo. Entre las

familias más abundantes, se destaca la relación positiva entre Psyllidae y las variables que reflejan una mayor complejidad estructural, mientras que se encontró lo opuesto para familias como Psocidae o Anyphaenidae (Figura 5.7).

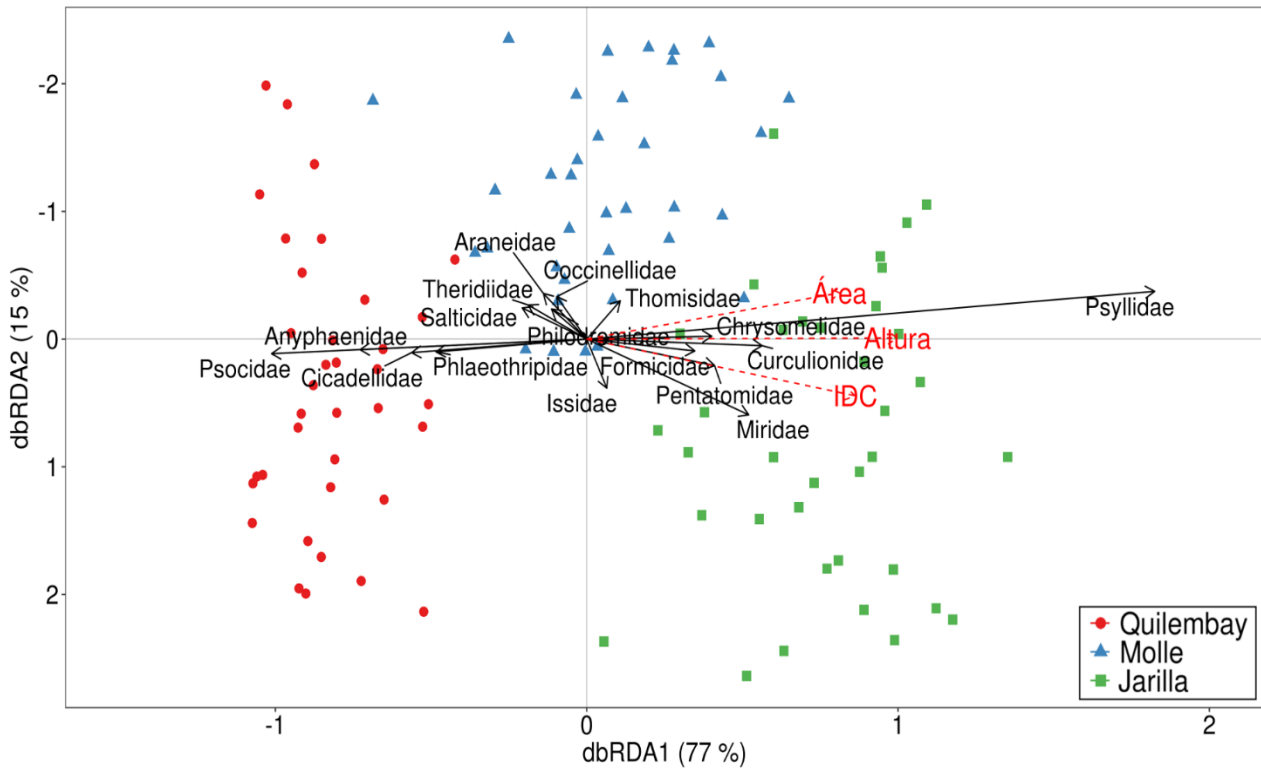


Figura 5.7: ordenamiento resultante del análisis dbRDA para los muestras totales (n = 108). Con línea continua se incluyen los scores de las familias con una abundancia mayor al 1 %. Con línea punteada roja se indican las variables relacionadas a la complejidad estructural del canopeo (IDC = índice de densidad del canopeo).

En primavera (n = 54), tanto el porcentaje de variabilidad explicada por los dos primeros ejes como el ordenamiento fueron muy similares al análisis general. Las abundancias de los hemípteros Psyllidae y Miridae, y las de los coleópteros Curculionidae y Chrysomelidae, evidenciaron una relación positiva con el gradiente de complejidad estructural, mientras que en el otro extremo se agruparon taxones como Psocidae, Anyphaenidae y Cicadellidae (Figura 5.8).

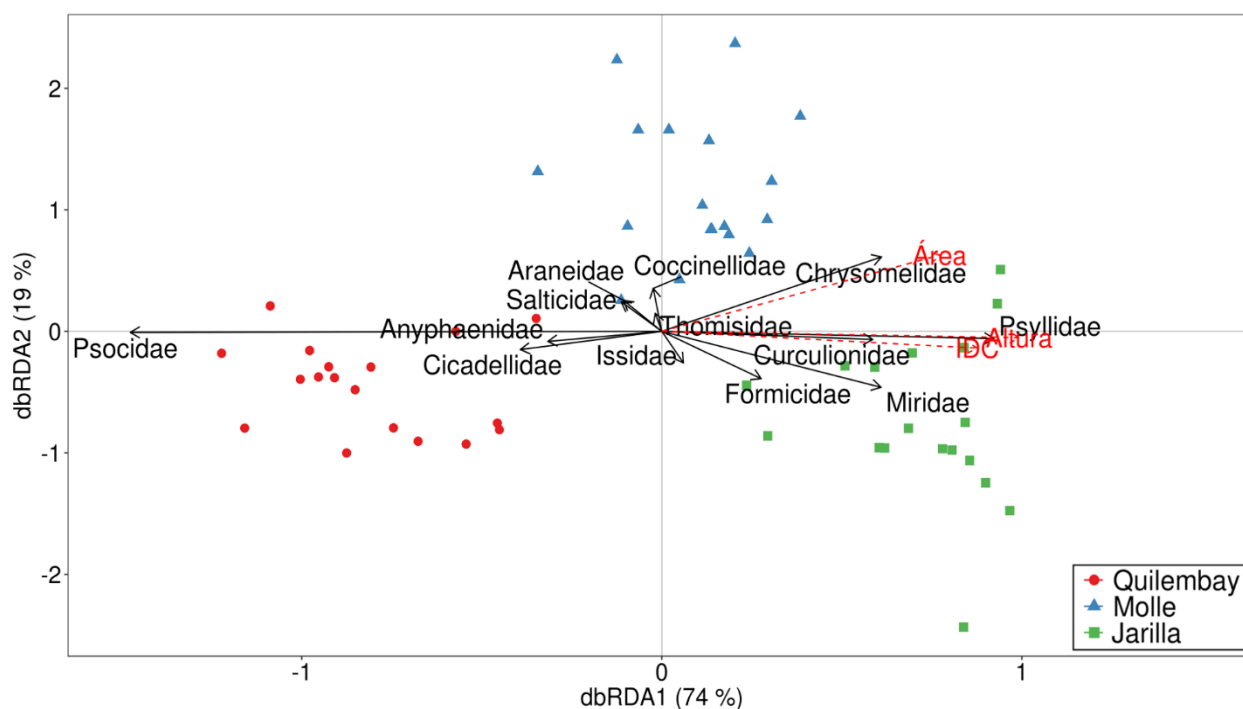


Figura 5.8: ordenamiento resultante del análisis dbRDA para los muestras de primavera ( $n = 54$ ). Con línea continua se incluyen los scores de las familias con una abundancia mayor al 1 %. Con línea punteada roja se indican las variables relacionadas a la complejidad estructural del canopeo (IDC = índice de densidad del canopeo). En este modelo los años fueron incluidos como efecto aleatorio.

Al igual que los ordenamientos anteriores, en verano ( $n = 54$ ) se encontró que el eje 1 (84 %) representó el gradiente de complejidad del canopeo arbustivo. Sin embargo, en esta ocasión el eje 2 (12 %) no contribuyó de manera significativa a la diferenciación de los ejemplares de molle. También, en esta estación, las abundancias de los hemípteros Psyllidae y Pentatomidae mostraron una relación positiva con las variables que indican una mayor complejidad estructural y un canopeo más abierto. Mientras que Phlaeothripidae, Anyphaenidae y Cicadellidae evidenciaron un patrón opuesto al anterior (Figura 5.9).

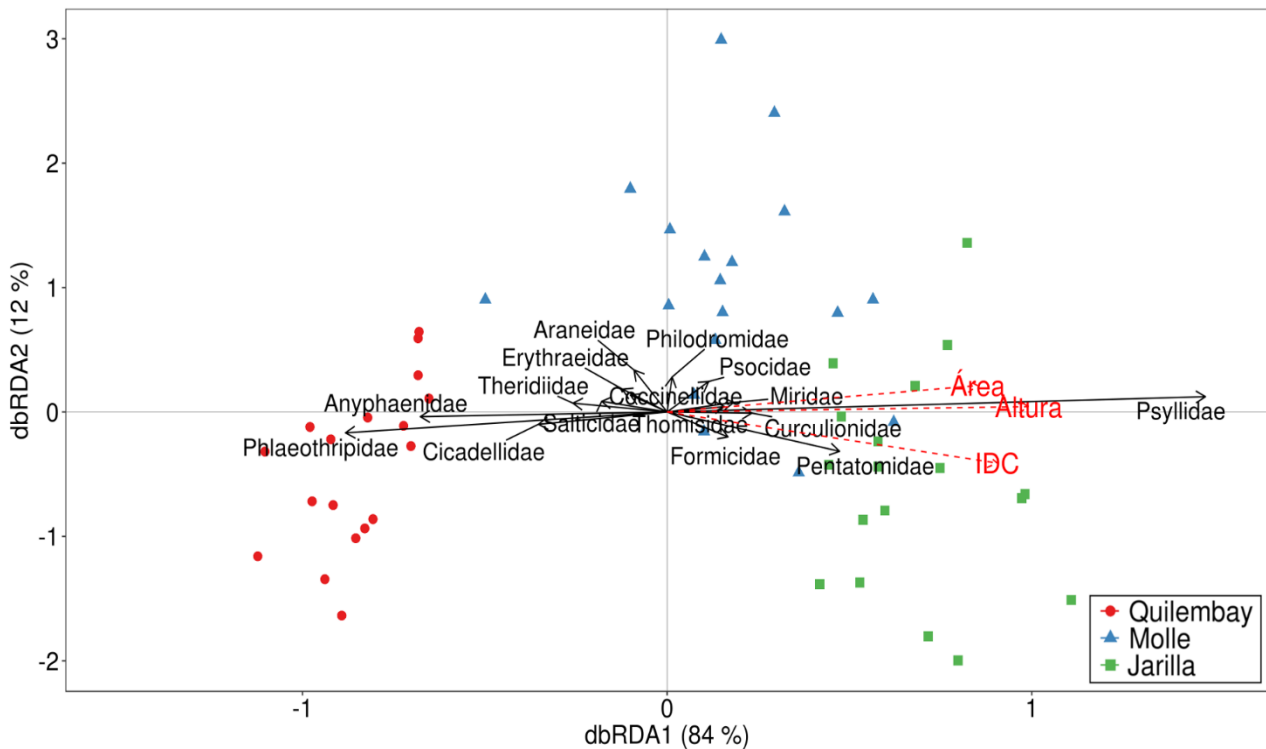


Figura 5.9: ordenamiento resultante del análisis dbRDA para los muestras de verano ( $n = 54$ ). Con línea continua se incluyen los scores de las familias con una abundancia mayor al 1 %. Con línea punteada roja se indican las variables relacionadas a la complejidad estructural del canopeo (IDC = índice de densidad del canopeo). En este modelo los años fueron incluidos como efecto aleatorio.

## Discusión

De acuerdo con la primera hipótesis planteada en este capítulo cada una de las especies de arbustos se asoció con un ensamble particular de familias de artrópodos. Este hecho se expresó a través de modificaciones importantes de las abundancias relativas, la diversidad taxonómica de determinados ensambles y de la estructura trófica. Además, se demostró que las diferencias en la arquitectura del canopeo entre las especies arbustivas tienen una importante influencia sobre los ensambles de artrópodos, explicando una gran proporción de la variación en la estructura de estas comunidades.

A pesar de que las tres especies arbustivas coexisten en la misma área y en ocasiones hasta en el mismo parche de vegetación (Bisigato y Bertiller, 1997), en esta tesis se demostró que cada arbusto se asoció con un ensamble singular de familias de insectos y arácnidos. Coincidiendo con lo hallado en otros ambientes desérticos (Crawford, 1981; Bestelmeyer y Schooley, 1999; Li et al., 2013), lo encontrado aquí destaca la importancia

que tienen los arbustos nativos del Monte Austral para las comunidades de artrópodos, al desempeñar múltiples roles ecológicos (e.g. fuentes de recursos y microhábitats) que resultan indispensables para estos organismos. En este contexto, cabe destacar además al ensamble de artrópodos que habitan sobre el quilembay, el cual a pesar de presentar valores de diversidad relativamente bajos, fue el más diferenciado y presentó una elevada cantidad de familias características.

Por otro lado, el molle fue el arbusto que se asoció con la mayor diversidad de insectos y arácnidos. Esta especie arbustiva presentó características que lo definen como un arbusto de complejidad intermedia, evidenciado tanto en los análisis univariados (resultados en el capítulo 3) como en los multivariados (ordenamiento a lo largo del primer eje de los análisis dbRDA). Entonces, los resultados de este capítulo no concuerdan con la hipótesis de complejidad estructural originalmente planteada, bajo la cual se esperaba un ensamble de artrópodos más diverso en el arbusto de arquitectura más compleja (jarilla).

Se conoce que las condiciones microclimáticas, como la temperatura, humedad relativa e intensidad de radiación, influenciadas por las características estructurales de los arbustos, pueden ser importantes determinantes de los ensambles de artrópodos (Obermaier et al., 2008; Li et al., 2013; Liu et al., 2015). De esta manera, un canopeo más abierto, con ramas más separadas entre sí (como el caso de las jarillas) puede resultar desventajoso para determinados taxones de ambientes desérticos debido a la baja disponibilidad de lugares sombreados y el mayor riesgo de desecación (Obermaier et al., 2008; Chen y Robinson, 2014). Por otra parte, un canopeo mucho más cerrado, compacto y de menor altura como el del quilembay, puede impedir la circulación de aire fresco y determinar un ambiente con una temperatura muy elevada y perjudicial para algunos artrópodos (Spalinger et al., 2012). Así, es probable que la arquitectura del molle, con características intermedias, determine un ambiente térmico más propicio y estable para los insectos y arácnidos del Monte Austral que los otros arbustos estudiados, favoreciendo la presencia de un ensamble más diverso.

Además de las condiciones abióticas, la estructura y dinámica de las comunidades biológicas están también fuertemente determinadas por las interacciones intra e

interespecíficas (Begon et al., 2006). La predación es una interacción que tiene gran influencia sobre el comportamiento, distribución y supervivencia de los insectos y arácnidos (Langellotto y Denno, 2004), afectando de manera significativa la estructura y composición de sus ensambles (Symondson et al., 2002). Las aves insectívoras, importantes controladores naturales de las poblaciones de insectos (Debandi, 1999; Schowalter, 2016), son uno de los principales gremios tróficos dentro de las comunidades del Monte Austral (Krapovickas et al., 2017). Es conocido que estas aves tienen una preferencia por el forrajeo en el canopeo arbustivo durante la primavera y el verano como respuesta a la mayor abundancia de insectos en el follaje (Blendinger, 2005). Así, la mayor altura y el canopeo más abierto típico de la jarilla podría ser una desventaja, ya que los artrópodos quedarían más expuestos y accesibles no sólo a la predación por parte de aves insectívoras (Blendinger, 2005; Dennis et al., 2008; Littlewood et al., 2008) sino también por otros artrópodos voladores comunes en el desierto del Monte (e.g. Asilidae) (Debandi, 1999). Por otra parte, la menor altura y el canopeo más cerrado de los ejemplares de quilembay podrían representar un ambiente de mayor protección frente al consumo por parte de las aves insectívoras. Sin embargo, una característica del ensamble asociado a este arbusto fue la elevada abundancia de artrópodos predadores (ver resultados del análisis de la estructura trófica), los cuales podrían provocar un descenso en la diversidad a partir del efecto controlador sobre las poblaciones de las presas (Symondson et al., 2002). Entonces, el molle, con una complejidad intermedia y con una menor abundancia de artrópodos predadores que el quilembay, probablemente represente un ambiente más favorable frente al riesgo de predación, favoreciendo un ensamble de insectos y arácnidos de mayor diversidad.

Los patrones de diversidad observados podrían explicarse además en función de la disposición espacial de los arbustos hospedadores. Según la hipótesis de la concentración de recurso (Root, 1973), una de las más utilizada en el estudio de la interacción planta-artrópodo (Kwok y Eldridge, 2016), se espera que las especies vegetales dispuestas en parches más densos y próximos entre sí sean detectadas más fácilmente por los artrópodos y, por lo tanto, se asocien con ensambles más abundantes y diversos (Sanchez y Parmenter, 2002). No obstante, los resultados de esta tesis no concuerdan con esto ya que el ensamble de mayor diversidad fue el asociado al molle, el

cual, para el área de estudio, es un arbusto mucho menos abundante y de distribución más dispersa que las otras dos especies vegetales (Bisigato et al., 2016, Observación personal). Sin embargo, la distribución espacial más heterogénea también puede tener un efecto positivo sobre la biodiversidad. En este sentido, los individuos aislados de molle, con sus particulares características arquitectónicas (en una matriz de otras especies vegetales), podrían actuar como “islas” de condiciones favorables que facilitan la colonización del parche por ejemplares de artrópodos que habitan los ambientes circundantes (Sanchez y Parmenter, 2002). Este factor también puede favorecer el aumento en la diversidad del ensamble faunístico que habita en el canopeo del molle. Por otro lado, la mayor densidad de individuos de quilembay y jarilla para el área de estudio (Bisigato et al., 2016) incrementa las probabilidades de colonización por determinados artrópodos (principalmente herbívoros generalistas), que al aumentar sus abundancias relativas, acapararían los recursos disponibles pudiendo ocasionar una disminución en la diversidad de los ensambles en estos arbustos por competencia (Root, 1973; Marques et al., 2000).

Como se mencionó en el capítulo anterior, tanto la calidad nutritiva de las plantas (e.g. contenido de nitrógeno) como los compuestos que perjudican a los herbívoros (e.g. metabolitos secundarios) tienen una importante influencia, directa o indirecta, sobre las comunidades de artrópodos que habitan el canopeo (Schoonhoven et al., 2005). En este contexto, las caracterizaciones químicas de las tres especies de arbustos en la región evidencian que el contenido de nitrógeno es similar tanto en el molle como en la jarilla, siendo a su vez más elevado que en el quilembay (ver Bertiller y Ares, 2008; Campanella y Bertiller, 2008). Al mismo tiempo, Bertiller y Ares (2008) hallaron el mismo patrón para la concentración de fenoles, metabolitos secundarios que afectan negativamente a los artrópodos herbívoros (Hanley et al., 2007; Bisigato et al., 2015). De esta manera, no se puede explicar la presencia de un ensamble de mayor diversidad en el molle a partir de las características químicas, ya que esta especie vegetal no presenta particularidades que la destaquen como una fuente de alimento de mejor calidad (o menos perjudicial) respecto a las otras especies arbustivas.



Por otra parte, la estructura trófica entre los distintos arbustos tampoco respondió a lo esperado según la hipótesis de complejidad estructural. En este sentido, se destacan los predadores, que disminuyeron su abundancia a medida que la arquitectura de la vegetación fue más compleja. Esto se relaciona en general con la abundancia de arañas Anyphaenidae, que mostraron una relación negativa con las variables que reflejan una mayor complejidad estructural y contribuyeron en gran medida a la diferenciación del ensamble asociado al quilembay. Se ha encontrado que estas arañas (no tejedoras, que persiguen y cazan activamente a sus presas a corta distancia), tienen preferencia por un canopeo más cerrado que les permita una gran movilidad (Rodrigues y Mendonça, 2012). A su vez, familias menos abundantes como Salticidae, en donde un follaje más compacto y cerrado interfiere con su estrategia de caza basada en la visión (Spears y MacMahon, 2012), o Araneidae, que requieren de espacios abiertos en el canopeo para la construcción de sus telas (Hatley y MacMahon, 1980), fueron más características del ensamble asociado al molle.

La respuesta de los detritívoros fue similar a la de los predadores, pero con un patrón mucho más marcado en primavera. Esto se debió principalmente a variaciones en la abundancia de la familia Psocidae como consecuencia del ciclo de vida de estos organismos. En primavera, se observó una relación negativa entre la abundancia de esta familia y la heterogeneidad estructural del canopeo, mientras que en el verano este patrón se invirtió parcialmente, encontrándose cierta asociación positiva con la complejidad estructural (coincidiendo también con la variación significativa en la abundancia de Psocidae). Este fenómeno se explica a partir del conocimiento del desarrollo postembrionario de estos insectos. La mayoría de los ejemplares presentes en primavera fueron ninfas con un marcado comportamiento gregario y que prefieren canopeos cerrados que utilizan como refugio. Mientras que los psócidos en el estado adulto (verano) presentan hábitos solitarios con mayor movilidad, lo que probablemente conduce a su dispersión hacia ambientes (arbustos) con otras características (Requena et al., 2007; García-Aldrete y Mockford, 2012). Este cambio estacional indica que Psocidae prefiere distintos tipos de hábitats dependiendo de su estadio de desarrollo, resaltando la importancia del conocimiento de los ciclos de vida en la interpretación ecológica de los estudios de biodiversidad de artrópodos.

Los succionadores de savia fueron los únicos que aumentaron su abundancia en respuesta al incremento de la complejidad estructural. Este patrón se relacionó principalmente con la elevada abundancia de míridos recolectados en las jarillas (especialmente en primavera). Por otra parte, familias representativas de este gremio como Psyllidae, Miridae y Pentatomidae también evidenciaron una relación positiva con las variables indicadoras de un canopy más abierto y de mayor altura. Esto coincide con que estos taxones tienen un comportamiento termofílico, predominando en follajes menos densos y con mayor radiación solar (Kőrösi et al., 2012; Polchaninova et al., 2016). Además, se ha descubierto que la estratificación vertical es un fenómeno recurrente en las comunidades de hemípteros, donde un canopy de mayor altura permite la coexistencia de taxones que aprovechan diferentes estratos, posibilitando un aumento en la abundancia y riqueza de estos insectos (Denno y Roderick, 1991). Estos fenómenos ayudan a explicar la relación positiva entre la abundancia de los succionadores de savia y la mayor complejidad de la arquitectura de los arbustos evidenciada en este capítulo.

Por último, se destaca que los folívoros masticadores siempre fueron menos abundantes en el quilembay. Esto podría estar relacionado con las altas concentraciones de lignina (carbohidrato estructural de difícil digestión) y elevada masa por área foliar (Campanella y Bertiller, 2008) que presentan las hojas del quilembay, atributos que afectan negativamente a los herbívoros masticadores (Pérez-Harguindeguy et al., 2003; Hanley et al., 2007). Además, este arbusto se caracteriza por tener un bajo contenido de nitrógeno (Bertiller y Ares, 2008). Las razones anteriores, sumadas a que los herbívoros masticadores constituyen el gremio más sensible a las defensas físicas y químicas de las plantas (Schoonhoven et al., 2005), podrían explicar la baja abundancia de folívoros característicos como Curculionidae y Chrysomelidae en el canopy del quilembay.

## **Capítulo 6: conclusiones generales**

En la presente tesis se estudiaron las comunidades de artrópodos que habitan el canopeo arbustivo en el Monte Austral desde múltiples perspectivas, incluyendo la variación temporal entre los ensambles a lo largo de la época de mayor actividad entomológica en la región, sus respuestas al disturbio por pastoreo ovino y la influencia que la heterogeneidad ambiental (a escala de arbustos) tiene sobre la estructura de estos ensambles. Considerando la importancia que tiene la interacción planta-artrópodo en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres, el conocimiento obtenido en este trabajo resulta relevante como herramienta de conservación para los ecosistemas de la región y el manejo de los recursos que éstos aportan a la sociedad.

El presente trabajo incluyó una primera aproximación a la dinámica temporal de las comunidades de artrópodos que habitan sobre el canopeo arbustivo, hallando un cambio marcado tanto en la composición taxonómica como en la estructura trófica entre primavera y verano. Además, la estacionalidad alteró los patrones de distribución de los insectos y arácnidos en relación a la complejidad estructural de los arbustos y el pastoreo ovino. Por lo tanto, se concluye que la variabilidad estacional es un factor importante que debe ser considerado al analizar los distintos aspectos de la biodiversidad de artrópodos en la región.

También en esta tesis se obtuvo un primer análisis de la diversidad de los ensambles de insectos y arácnidos que habitan sobre tres especies arbustivas del Monte Austral, registrándose 65 familias y aproximadamente 170 morfoespecies de artrópodos. Además, los ensambles asociados a los arbustos presentaron una composición taxonómica particular, diferenciándose en gran medida de otras comunidades de la región (e.g. artrópodos epigeos).

Es interesante destacar también que la estructura general de los ensambles de artrópodos que habitan sobre los arbustos no varió como consecuencia del pastoreo ovino. Además, tampoco se detectó una modificación significativa de las variables arquitectónicas de los arbustos en relación a este disturbio. Es probable que esto se relacione con la baja palatabilidad de las tres especies arbustivas. En consecuencia, el

impacto del pastoreo sobre las comunidades de artrópodos del canopeo no sería tan importante como para modificar su estructura taxonómica y funcional.

Sin embargo, y a pesar de la elevada resiliencia de los ensamblajes de artrópodos en relación al pastoreo, algunos taxones y gremios tróficos particulares sí respondieron a este disturbio. Los succionadores de savia (principalmente a través de variaciones en las abundancias de Psyllidae y Miridae) fueron característicos de aquellos sitios más degradados, mientras que los folívoros masticadores (particularmente Curculionidae) predominaron en lugares sin pastoreo. Además, las abundancias de algunos predadores descendieron ante la mayor intensidad del disturbio (e.g. Thomisidae y Araneidae), mientras que otros las incrementaron (e.g. Coccinellidae). Los taxones y gremios tróficos nombrados constituyen buenos candidatos a bioindicadores de este disturbio, por lo que sería interesante el desarrollo de futuras líneas de investigación que profundicen estos hallazgos.

Quizás uno de los hallazgos más significativos de esta tesis es la variación en la estructura de los ensamblajes de artrópodos entre las especies de arbustos estudiados, lo que sin dudas contribuye a incrementar la diversidad a escala regional. De esta forma, este trabajo destaca la importancia que tienen las especies arbustivas nativas, y los microhábitats particulares que cada uno de ellos ofrecen, para las comunidades de insectos y arácnidos y el funcionamiento ecosistémico a nivel regional.

La diferenciación entre los ensamblajes estuvo determinada en gran medida por las variaciones en la complejidad estructural de los arbustos. En este contexto, se destaca al molle como hospedador de la mayor diversidad de insectos y arácnidos. La combinación de la particular arquitectura de este arbusto y su disposición espacial podrían favorecer la presencia de un ensamblaje más diverso. Entonces, el molle podría ser propuesto como un ejemplo local de “isla de biodiversidad de artrópodos”, concepto desarrollado en base a patrones observados en otras zonas del Monte y ambientes áridos del mundo (Flores et al., 2004; Zhao y Liu, 2013). Al mismo tiempo, el ensamblaje de artrópodos típico del quilembay fue el más diferenciado y particular, por lo tanto reviste también gran importancia para la conservación de la biodiversidad regional de insectos y arácnidos.

Desde un punto de vista multitaxonómico (más de 60 familias de artrópodos), la presente tesis demostró que las especies arbustivas más representativas del Monte Austral no son redundantes en cuanto a las comunidades de artrópodos que viven asociadas a ellas. Este tipo de datos es fundamental para acciones concretas de conservación como puede ser la restauración ecológica a partir de la reimplantación de especies vegetales en áreas afectadas por disturbios como los incendios, deforestación, minería y sobrepastoreo (Moir et al., 2010). Así, el reestablecimiento de determinadas especies arbustivas facilita la colonización de un ensamble particular de artrópodos, fomentando la recuperación de procesos ecosistémicos que favorecen la restauración exitosa de un determinado ambiente.

Lo hallado en esta tesis pone en evidencia la relevancia que tienen los arbustos nativos, y sus ensambles de artrópodos asociados, como determinantes fundamentales de la diversidad del Monte Austral y como componentes críticos para el funcionamiento de los ecosistemas regionales. Así, finalmente se sugiere considerar a la interacción arbustos-artrópodos como objeto focal de conservación en los estudios y planes de manejo relacionados a la biodiversidad terrestre del noreste de la Patagonia.

## **Bibliografía**

- Adler PB, Milchunas DG, Lauenroth WK, Sala OE, Burke IC. 2004. Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories: Functional traits and grazing history. *J. Appl. Ecol.* 41:653-663.
- Andersen AN, Majer JD. 2004. Ants show the way Down Under: invertebrates as bioindicators in land management. *Front. Ecol. Environ.* 2:291-298.
- Anderson MJ. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26:32-46.
- Anderson MJ, Walsh DCI. 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecol. Monogr.* 83:557-574.
- Ares JO, Bertiller MB, Bisigato AJ. 2003. Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *Environ. Model. Assess.* 8:1-13.
- Ávalos G, D. Rubio G, E. Bar M, González A. 2007. Arañas (Arachnida: Araneae) asociadas a dos bosques degradados del Chaco húmedo en Corrientes, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* [Internet] 55. <http://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/5965>.
- Ayal Y. 2007. Trophic structure and the role of predation in shaping hot desert communities. *J. Arid Environ.* 68:171-187.
- Báldi A. 2003. Using higher taxa as surrogates of species richness: a study based on 3700 Coleoptera, Diptera, and Acari species in Central-Hungarian reserves. *Basic Appl. Ecol.* 4:589-593.
- Baldi R, Cheli G, Udrizar Sauthier DE, Gatto A, Pazos GE, Avila LJ. 2017. Animal Diversity, Distribution and Conservation. En: Bouza P, Bilmes A, editores. Late Cenozoic of Península Valdés, Patagonia, Argentina. Cham: Springer International Publishing. p 263-303. Available from: [http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-48508-9\\_11](http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-48508-9_11)

- Bär Lamas MI, Larreguy C, Carrera AL, Bertiller MB. 2013. Changes in plant cover and functional traits induced by grazing in the arid Patagonian Monte. *Acta Oecologica* 51:66-73.
- Barrett MA, Stiling P. 2007. Relationships among Key deer, insect herbivores, and plant quality. *Ecol. Res.* 22:268-273.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw.* [Internet] 67. Available from: <http://www.jstatsoft.org/v67/i01/>
- Battisti C, Poeta G, Fanelli G. 2016. *An Introduction to Disturbance Ecology*. Cham: Springer International Publishing. Available from: <http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-32476-0>
- Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th ed. Malden, MA: Blackwell Pub.
- Bell SS, McCoy ED, Mushinsky HR eds. 1991. *Habitat Structure*. Chapman and Hall.
- Bertiller MB, Ares JO. 2008. Sheep Spatial Grazing Strategies at the Arid Patagonian Monte, Argentina. *Rangel. Ecol. Manag.* 61:38-47.
- Bestelmeyer BT, Schooley RL. 1999. The ants of the southern Sonoran desert: community structure and the role of trees. *Biodivers. Conserv.* 8:643-657.
- Bestelmeyer BT, Wiens JA. 2001. Ant biodiversity in semiarid landscape mosaics: the consequences of grazing vs. natural heterogeneity. *Ecol. Appl.* 11:1123-1140.
- Bisigato AJ, Bertiller MB. 1997. Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *J. Arid Environ.* 36:639-653.
- Bisigato AJ, Bertiller MB. 1999. Seedling emergence and survival in contrasting soil microsites in Patagonian Monte shrubland. *J. Veg. Sci.* 10:335-342.
- Bisigato AJ, Campanella MV, Pazos GE. 2013. Plant phenology as affected by land degradation in the arid Patagonian Monte, Argentina: A multivariate approach. *J. Arid Environ.* 91:79-87.



Bisigato AJ, Hardtke LA, del Valle HF, Bouza PJ, Palacio RG. 2016. Regional-scale vegetation heterogeneity in northeastern Patagonia: Environmental and spatial components. *Community Ecol.* 17:8-16.

Bisigato AJ, Laphitz RML, Carrera AL. 2008. Non-linear relationships between grazing pressure and conservation of soil resources in Patagonian Monte shrublands. *J. Arid Environ.* 72:1464-1475.

Bisigato AJ, Saín CL, Campanella MV, Cheli GH. 2015. Leaf traits, water stress, and insect herbivory: Is food selection a hierarchical process? *Arthropod-Plant Interact.* 9:477-485.

Bisigato AJ, Villagra PE, Ares JO, Rossi BE. 2009. Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *J. Arid Environ.* 73:182-191.

Blanco PD, Hardtke LA, Rostagno CM, del Valle HF, Metternicht GI. 2017. Soil Degradation in Peninsula Valdes: Causes, Factors, Processes, and Assessment Methods. En: Bouza P, Bilmes A, editores. *Late Cenozoic of Península Valdés, Patagonia, Argentina*. Cham: Springer International Publishing. p 191-213. Available from: [http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-48508-9\\_8](http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-48508-9_8)

Blendinger PG. 2005. Foraging behaviour of birds in an arid sand-dune scrubland in Argentina. *Emu* 105:67–79.

Borcard D, Gillet F, Legendre P. 2011. *Numerical Ecology with R*. New York, NY: Springer New York. Available from: <http://link.springer.com/10.1007/978-1-4419-7976-6>

Boulton AM, Davies KF, Ward PS. 2005. Species Richness, Abundance, and Composition of Ground-Dwelling Ants in Northern California Grasslands: Role of Plants, Soil, and Grazing. *Environ. Entomol.* 34:96-104.

Boyer AG, Swearingen RE, Blaha MA, Fortson CT, Gremillion SK, Osborn KA, Moran MD. 2003. Seasonal variation in top-down and bottom-up processes in a grassland arthropod community. *Oecologia* 136:309-316.

- Buffington ML, Redak RA. 1998. A comparison of vacuum sampling versus sweep-netting for arthropod biodiversity measurements in California coastal sage scrub. *J. Insect Conserv.* 2:99-106.
- Bugalho MN, Lecomte X, Gonçalves M, Caldeira MC, Branco M. 2011. Establishing grazing and grazing-excluded patches increases plant and invertebrate diversity in a Mediterranean oak woodland. *For. Ecol. Manag.* 261:2133-2139.
- Cagnolo L, Molina SI, Valladares GR. 2002. Diversity and guild structure of insect assemblages under grazing and exclusion regimes in a montane grassland from Central Argentina. *Biodivers. Conserv.* 11:407-420.
- Campanella MV. 2009. Ecología de la senescencia foliar en plantas de ecosistemas áridos. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche.
- Campanella MV, Bertiller MB. 2008. Plant phenology, leaf traits and leaf litterfall of contrasting life forms in the arid Patagonian Monte, Argentina. *J. Veg. Sci.* 19:75-85.
- Campanella MV, Bertiller MB. 2009. Leafing patterns and leaf traits of four evergreen shrubs in the Patagonian Monte, Argentina. *Acta Oecologica* 35:831-837.
- Carpintero DL, Dellapé PM, Cheli GH. 2008. *Valdesiana curiosa*: a remarkable new genus and species of Clivinematini (Heteroptera: Miridae: Deraeocorinae) from Argentina and a key to Argentinean genera and species. *Zootaxa* 1672:61-68.
- Carrara R, Cheli GH, Flores GE. 2011. Patrones biogeográficos de los tenebriónidos epigeos (Coleoptera: Tenebrionidae) del Área Natural Protegida Península Valdés, Argentina: implicaciones para su conservación. *Rev. Mex. Biodivers.* 82:1297-1310.
- Caruso T, Migliorini M. 2006. Micro-arthropod communities under human disturbance: is taxonomic aggregation a valuable tool for detecting multivariate change? Evidence from Mediterranean soil oribatid coenoses. *Acta Oecologica* 30:46-53.

Cavagnaro FP, Golusscio RA, Wassner DF, Ravetta DA. 2003. Caracterización química de arbustos patagónicos con diferente preferencia por parte de los herbívoros. *Ecol. Austral* 13:215-22.

Chao A, Chiu C-H, Jost L. 2014a. Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45:297-324.

Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM. 2014b. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.* 84:45-67.

Chao A, Jost L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93:2533-2547.

Chartier MP, Rostagno CM, Pazos GE. 2011. Effects of soil degradation on infiltration rates in grazed semiarid rangelands of northeastern Patagonia, Argentina. *J. Arid Environ.* 75:656-661.

Cheli GH. 2009. Efectos del disturbio por pastoreo ovino sobre la comunidad de artrópodos epígeos en Península Valdés (Chubut, Argentina). Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche.

Cheli GH, Armendano A, González A. 2006. Preferencia alimentaria de arañas *Misumenops pallidus* (Araneae: Thomisidae) sobre potenciales insectos presa de cultivos de alfalfa. *Rev. Biol. Trop.* 54:505-513.

Cheli GH, Corley J, Bruzzone O, Del Brío M, Martínez F, Martínez Roman N, Ríos I. 2010. The ground-dwelling arthropods community from Península Valdés (Patagonia, Argentina). *J. Insect Sci.* 10.

Cheli GH, Corley JC. 2010. Efficient Sampling of Ground-Dwelling Arthropods Using Pitfall Traps in Arid Steppes. *Neotrop. Entomol.* 39:912-917.

- Cheli GH, Flores G, Martínez Román N, Podestá D, Mazzanti R, Miyashiro L. 2013. A Tenebrionid beetle's dataset (Coleoptera, Tenebrionidae) from Peninsula Valdés (Chubut, Argentina). *ZooKeys* 364:93-108.
- Cheli GH, Martínez FJ. 2017. Artrópodos terrestres, su rol como indicadores ambientales. En: Udrizar Sauthier DE, Pazos GE, Arias AM, editores. Reserva de Vida Silvestre San Pablo de Valdés: 10 años protegiendo el patrimonio natural y cultural de la Península Valdés. Buenos Aires, Argentina: Fundación Vida Silvestre Argentina & CONICET. p 98-117.
- Cheli GH, Martínez FJ, Pazos G, Udrizar Sauthier DE, Coronato F, Flores GE. 2016a. Epigeal Tenebrionids (Coleoptera: Tenebrionidae) from Leones and Tova-Tovita Islands (Chubut, Argentina) and Its Comparison with the Mainland Assemblage. *Ann. Zool.* 66:631-642.
- Cheli GH, Pazos GE, Flores GE, Corley JC. 2016b. Efecto de los gradientes de pastoreo ovino sobre la vegetación y el suelo en Península Valdés, Patagonia, Argentina. *Ecol. Austral* 26:200-211.
- Chen Y-H, Robinson EJH. 2014. The Relationship between Canopy Cover and Colony Size of the Wood Ant *Formica lugubris* - Implications for the Thermal Effects on a Keystone Ant Species. *PLoS ONE* 9:e116113.
- Chillo V, Ojeda RA, Anand M, Reynolds JF. 2015. A novel approach to assess livestock management effects on biodiversity of drylands. *Ecol. Indic.* 50:69-78.
- Cingolani AM, Noy-Meir I, Díaz S. 2005. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecol. Appl.* 15:757-773.
- Claps LE, Debandi G, Roig-Juñent S. 2008. Biodiversidad de Artrópodos Argentinos II. Sociedad Entomológica Argentina.
- Clarke KR, Warwick RM. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth: PRIMER-E.

- Claver S, Silnik SL, Campón FF. 2014. Response of ants to grazing disturbance at the central Monte Desert of Argentina: community descriptors and functional group scheme. *J. Arid Land* 6:117-127.
- Coddington JA, Levi HW. 1991. Systematics and Evolution of Spiders (Araneae). *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22:565-592.
- Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin S-Y, Mao CX, Chazdon RL, Longino JT. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *J. Plant Ecol.* 5:3-21.
- Crawford CS. 1981. *Biology of Desert Invertebrates*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. Available from: <http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-85794-2>
- Dalerum F, de Vries JL, Pirk CWW, Cameron EZ. 2017. Spatial and temporal dimensions to the taxonomic diversity of arthropods in an arid grassland savannah. *J. Arid Environ.* 144:21-30.
- Danell K, Huss-Danell K. 1985. Feeding by Insects and Hares on Birches Earlier Affected by Moose Browsing. *Oikos* 44:75.
- Daniels JC ed. 2015. *Butterfly Conservation in North America*. Dordrecht: Springer Netherlands. Available from: <http://link.springer.com/10.1007/978-94-017-9852-5>
- De Cáceres M. 2013. How to use the indicpecies package. Available from: <https://cran.r-project.org/web/packages/indicpecies/vignettes/indicpeciesTutorial.pdf>
- De Cáceres M, Legendre P, Wiser SK, Brotons L. 2012. Using species combinations in indicator value analyses. *Methods Ecol. Evol.* 3:973-982.
- Debandi G. 1999. *Dinámica de la Comunidad de Artrópodos Asociados a Larrea (Zygophyllaceae)*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- Dellapé PM, Cheli GH. 2007. A new species of *Anomaloptera* Amyot & Serville from Patagonia (Hemiptera: Lygaeoidea: Oxycarenidae). *Zootaxa* 1528:65-68.

- Dellapé PM, Dellapé G, Martínez F. 2015. The rediscovery of *Stenogeocoris horvathi* Montandon (Heteroptera, Geocoridae) in Argentina. *Iheringia Sér. Zool.* 105:245-251.
- Dennis P, Skartveit J, Kunaver A, McCracken DI. 2015. The response of spider (Araneae) assemblages to structural heterogeneity and prey abundance in sub-montane vegetation modified by conservation grazing. *Glob. Ecol. Conserv.* 3:715-728.
- Dennis P, Skartveit J, McCracken DI, Pakeman RJ, Beaton K, Kunaver A, Evans DM. 2007. The effects of livestock grazing on foliar arthropods associated with bird diet in upland grasslands of Scotland: Grazing and arthropod prey for birds. *J. Appl. Ecol.* 45:279-287.
- Denno RF, Douglass LW, Jacobs D. 1986. Effects of Crowding and Host Plant Nutrition on a Wing-Dimorphic Planthopper. *Ecology* 67:116-123.
- Denno RF, Roderick GK. 1991. Influence of patch size, vegetation texture, and host plant architecture on the diversity, abundance, and life history styles of sapfeeding herbivores. En: Bell SS, McCoy ED, Mushinsky HR, editores. *Habitat Structure*. Dordrecht: Springer Netherlands. p 169-196. Available from: [http://www.springerlink.com/index/10.1007/978-94-011-3076-9\\_9](http://www.springerlink.com/index/10.1007/978-94-011-3076-9_9)
- Díaz S, Lavorel S, McIntyre S, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas DG, Skarpe C, Rusch G, Sternberg M, et al. 2007. Plant trait responses to grazing? a global synthesis. *Glob. Change Biol.* 13:313-341.
- Diodato L, Fuster A. 2016. Composición del ensamble de insectos del dosel de bosques subtropicales secos del Chaco Semiárido, Argentina. *Caldasia* 38:197-210.
- Dufrêne M, Legendre P. 1997. Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecol. Monogr.* 67:345-366.
- Ellison AM. 2010. Partitioning diversity. *Ecology* 91:1962-1963.
- Fernández F ed. 2003. Introducción a las hormigas de la región neotropical. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

- Flores GE, Carrara R, Cheli GH. 2011. Three new Praociini (Coleoptera: Tenebrionidae) from Península Valdés (Argentina), with zoogeographical and ecological remarks. *Zootaxa* 2965:39-50.
- Flores GE, Lagos SJ, Roig-Juñent S. 2004. Artrópodos epígeos que viven bajo la copa del algarrobo ( *Prosopis flexuosa*) en la Reserva Telteca (Mendoza, Argentina). *Multequina* 13:71-90.
- Forbes GS, Van Zee JW, Smith W, Whitford WG. 2005. Desert grassland canopy arthropod species richness: temporal patterns and effects of intense, short-duration livestock grazing. *J. Arid Environ.* 60:627-646.
- García-Aldrete AN, Mockford EL. 2012. Psocoptera. En: Rafael JA, Melo GA., de Carvalho CJB, Casari SA, Constantino R, editores. *Insetos do Brasil. Diversidade e Taxonomía*. Ribeirao Preto SP (Brasil): Holos Editora.
- Gibson DJ. 2009. *Grasses and grassland ecology*. New York: Oxford University Press. Available from: <http://site.ebrary.com/id/10266560>
- Gingras D, Dutilleul P, Boivin G. 2002. Modeling the impact of plant structure on host-finding behavior of parasitoids. *Oecologia* 130:396-402.
- Gómez JM, González-Megías A. 2007. Long-term effects of ungulates on phytophagous insects. *Ecol. Entomol.* 0:229–234.
- González-Megías A, Gómez JM, Sánchez-Piñero F. 2005. Diverse responses of shrub-associated arthropods to ungulate removal. *Zool Baetica* 16:121-139.
- Gotelli NJ, Ellison AM. 2013. *A primer of ecological statistics*. Second edition. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., Publishers.
- Grismado C. 2007. Comunidades de Arañas de la Reserva Natural Otamendi, Provincia de Buenos Aires. *Riqueza específica y diversidad*.
- Hanley ME, Lamont BB, Fairbanks MM, Rafferty CM. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 8:157-178.

- Hartley SE, Jones CG. 1996. Plant Chemistry and Herbivory, or Why the World is Green. En: Crawley MJ, editor. Plant Ecology. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd. p 284-324. Available from: <http://doi.wiley.com/10.1002/9781444313642.ch10>
- Hatley CL, Macmahon JA. 1980. Spider Community Organization: Seasonal Variation and the Role of Vegetation Architecture. *Environ. Entomol.* 9:632-639.
- Heatwole H. 1996. Energetics of Desert Invertebrates. Berlin: Springer-Verlag.
- Hoffmann BD. 2010. Using ants for rangeland monitoring: Global patterns in the responses of ant communities to grazing. *Ecol. Indic.* 10:105-111.
- Hoffmann BD, Andersen AN. 2003. Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. *Austral Ecol.* 28:444-464.
- Horváth R, Magura T, Szinetár C, Tóthmérész B. 2009. Spiders are not less diverse in small and isolated grasslands, but less diverse in overgrazed grasslands: A field study (East Hungary, Nyírség). *Agric. Ecosyst. Environ.* 130:16-22.
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P. 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biom. J.* 50:346-363.
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol. Evol.* 7:1451-1456.
- Huffman DW, Laughlin DC, Pearson KM, Pandey S. 2009. Effects of vertebrate herbivores and shrub characteristics on arthropod assemblages in a northern Arizona forest ecosystem. *For. Ecol. Manag.* 258:616-625.
- Jost L, DeVries P, Walla T, Greeney H, Chao A, Ricotta C. 2010. Partitioning diversity for conservation analyses. *Divers. Distrib.* 16:65-76.
- van Klink R, van der Plas F, van Noordwijk CGET, WallisDeVries MF, Olff H. 2015. Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity: Large herbivores and arthropods. *Biol. Rev.* 90:347-366.



- Kőrösi Á, Batáry P, Orosz A, Rédei D, Báldi A. 2012. Effects of grazing, vegetation structure and landscape complexity on grassland leafhoppers (Hemiptera: Auchenorrhyncha) and true bugs (Hemiptera: Heteroptera) in Hungary. *Insect Conserv. Divers.* 5:57-66.
- Krapovickas S, Gatto AJ, Lorenzo RS, Fernández C. 2017. Aves terrestres: lista de especies y aspectos ecológicos. En: Udrizar Sauthier DE, Pazos GE, Arias AM, editores. *Reserva de Vida Silvestre San Pablo de Valdés: 10 años protegiendo el patrimonio natural y cultural de la Península Valdés*. Buenos Aires, Argentina: Fundación Vida Silvestre Argentina & CONICET. p 138-151.
- Kröpfl AI, Villasuso NM. 2012. Guía para el reconocimiento de especies de los pastizales del Monte Oriental de Patagonia. 1.a ed. San Carlos de Bariloche: Ediciones INTA.
- Kruess A, Tscharntke T. 2002. Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biol. Conserv.* 106:293-302.
- Kwok ABC, Eldridge DJ. 2016. The influence of shrub species and fine-scale plant density on arthropods in a semiarid shrubland. *Rangel. J.* 38:381.
- Landsberg, J., O'Connor, T. & Freudenberger, D. 1999. The impacts of livestock grazing on biodiversity in natural ecosystems. In: H. G. Jung and G.C. Fahey (eds) *Nutritional Ecology of Herbivores: Proceedings of the Vth International Symposium on the Nutrition of Herbivores*, pp. 752-77. American Society of Animal Science, Savoy, IL
- Langellotto GA, Denno RF. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139:1-10.
- Lawton JH. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 28:23-39.
- Legendre P, Anderson MJ. 1999. Distance-Based Redundancy Analysis: Testing Multispecies Responses in Multifactorial Ecological Experiments. *Ecol. Monogr.* 69:1-24.
- Legendre P, Legendre L. 2012. *Numerical ecology*. Third English edition. Amsterdam: Elsevier.

- León JCR, Bran D, Collantes M, Paruelo JM, Soriano A. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecol. Austral* 8:125-144.
- Lesnoff M., Lancelot R. 2013. Aods3: analysis of overdispersed data using S3 methods. R package 0.4-1
- Li F-R, Liu J-L, Liu C-A, Liu Q-J, Niu R-X. 2013. Shrubs and species identity effects on the distribution and diversity of ground-dwelling arthropods in a Gobi desert. *J. Insect Conserv.* 17:319-331.
- Lightfoot DC, Whitford WG. 1987. Variation in Insect Densities on Desert Creosotebush: Is Nitrogen a Factor? *Ecology* 68:547-557.
- Lin S, You M-S, Vasseur L, Yang G, Liu F-J, Guo F. 2012. Higher taxa as surrogates of species richness of spiders in insect-resistant transgenic rice: Higher taxon surrogates of spider diversity. *Insect Sci.* 19:419-425.
- Littlewood NA, Pakeman RJ, Pozsgai G. 2012. Grazing impacts on Auchenorrhyncha diversity and abundance on a Scottish upland estate: Auchenorrhyncha responses to grazing. *Insect Conserv. Divers.* 5:67-74.
- Liu R, Pen-Mouratov S, Steinberger Y. 2016. Shrub cover expressed as an 'arthropod island' in xeric environments. *Arthropod-Plant Interact.* 10:393-402.
- Magurran AE. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Oxford, UK: Blackwell Publishing.
- Magurran AE, McGill BJ eds. 2011. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford; New York: Oxford University Press.
- Marques ESDA, Price PW, Cobb NS. 2000. Resource Abundance and Insect Herbivore Diversity on Woody Fabaceous Desert Plants. *Environ. Entomol.* 29:696-703.
- Marquis RJ. 2004. Eology: Herbivores Rule. *Science* 305:619-621.
- Marquis RJ, Lill JT, Piccinni A. 2002. Effect of plant architecture on colonization and damage by leafyiting caterpillars of *Quercus alba*. *Oikos* 99:531-537.

- Martínez FJ. 2013. Estructura de las comunidades de artrópodos epigeos en ambientes representativos de Península Valdés. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (UNPSJB)-Sede Puerto Madryn.
- Martínez Román N. 2014. Composición taxonómica y estructura de las comunidades de artrópodos epígeos en áreas quemadas del noreste de Chubut. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (UNPSJB)-Sede Puerto Madryn.
- Mazía NC, Chaneton E, Kitzberger T. 2006. Small-scale habitat use and assemblage structure of ground-dwelling beetles in a Patagonian shrub steppe. *J. Arid Environ.* 67:177-194.
- Michaud JP, Olsen LE. 2004. Suitability of Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri*, as prey for ladybeetles. *BioControl* 49:417-431.
- Moir ML, Brennan KEC, Majer JD, Koch JM, Fletcher MJ. 2010. Plant Species Redundancy and the Restoration of Faunal Habitat: Lessons from Plant-Dwelling Bugs. *Restor. Ecol.* 18:136-147.
- Molina SI, Valladares GR, Gardner S., Cabido MR. 1999. The effects of logging and grazing on the insect community associated with a semi-arid Chaco forest in central Argentina. *J. Arid Environ.* 42:29-42.
- Moran MD. 2014. Bison Grazing Increases Arthropod Abundance and Diversity in a Tallgrass Prairie. *Environ. Entomol.* 43:1174-1184.
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. New York, US: Wiley.
- Murillo-Ramos L, Ayazo R, Medina CA. 2016. Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en un remanente ribereño y un fragmento de bosque húmedo tropical en Córdoba, Colombia. *Ecol. Austral* 26:017-026.
- Mysterud A, Hansen LO, Peters C, Austrheim G. 2005. The short-term effect of sheep grazing on selected invertebrates (Diptera and Hemiptera) relative to other environmental factors in an alpine ecosystem. *J. Zool.* 266:411-418.

- van Noordwijk CGE, Flierman DE, Remke E, WallisDeVries MF, Berg MP. 2012. Impact of grazing management on hibernating caterpillars of the butterfly *Melitaea cinxia* in calcareous grasslands. *J. Insect Conserv.* 16:909-920.
- Obermaier E, Heisswolf A, Poethke HJ, Randlkofer B, Meiners T. 2008. Plant architecture and vegetation structure: Two ways for insect herbivores to escape parasitism. *Eur. J. Entomol.* 105:233-240.
- Ojanguren-Affilastro AA, Cheli G. 2009. New data on the genus *Urophonius* in Patagonia with a description of a new species of the exochus group (Scorpiones: Bothriuridae). *J. Arachnol.* 37:346-356.
- Oksanen J. 2015. Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: Vegan Tutorial. Available from: <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Vendramini F, Cornelissen JHC, Gurvich DE, Cabido M. 2003. Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments: leaf traits, herbivory and preference. *Austral Ecol.* 28:642-650.
- Pluke RWH, Escribano A, Michaud JP, Stansly PA. 2005. Potential impact of lady beetles on *diaphorina citri* (homoptera: psyllidae) in puerto rico. *Fla. Entomol.* 88:123-128.
- Pol RG, Vargas GA, Marone L. 2017. Behavioural flexibility does not prevent numerical declines of harvester ants under intense livestock grazing: Responses of harvester ants to habitat degradation. *Ecol. Entomol.* 42:283-293.
- Polchaninova N, Savchenko G, Drogvalenko A, Ronkin V, Shabanov D. 2016. The impact of cattle grazing on cursorial spiders (Aranei) and true bugs (Heteroptera) in steppe gullies of northeastern Ukraine. *Agric. Ecosyst. Environ.* 234:65-71.
- Polis GA. 1991. *The Ecology of Desert Communities*. University of Arizona Press.
- Prather CM, Pelini SL, Laws A, Rivest E, Woltz M, Bloch CP, Del Toro I, Ho C-K, Kominoski J, et al. 2013. Invertebrates, ecosystem services and climate change. *Biol. Rev.* 88:327-348.

- Prieto-Benítez S, Méndez M. 2011. Effects of land management on the abundance and richness of spiders (Araneae): A meta-analysis. *Biol. Conserv.* 144:683-691.
- Pryke JS, Samways MJ. 2012. Differential resilience of invertebrates to fire. *Austral Ecol.* 37:460-469.
- Rango JJ. 2005. Arthropod communities on creosote bush (*Larrea tridentata*) in desert patches of varying degrees of urbanization. *Biodivers. Conserv.* 14:2185-2206.
- Requena G, Buzatto B, Machado G. 2007. Habitat use, phenology, and gregariousness of the Neotropical psocopteran *Cerastipsocus sivorii* (Psocoptera: Psocidae). *Sociobiology* 49:197-214.
- Reynolds JF, Stafford Smith DM. 2002. Global Desertification: Do Humans Cause Deserts? (88 DR, editor.). Berlin: Dahlem University Press.
- Rickert C, Fichtner A, van Klink R, Bakker JP. 2012.  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity in moth communities in salt marshes is driven by grazing management. *Biol. Conserv.* 146:24-31.
- Rocha LS, Carvalho MC. 2006. Description and Ecology of a New Solifuge from Brazilian Amazonia (Arachnida, Solifugae, Mummuciidae). *J. Arachnol.* 34:163-169.
- Rodrigues ENL, Mendonça MS. 2012. Spider guilds in the tree-shrub strata of riparian forests in southern Brazil. *J. Arachnol.* 40:39-47.
- Roig FA, Roig-Juñent S, Corbalán V. 2009. Biogeography of the Monte Desert. *J. Arid Environ.* 73:164-172.
- Roig-Juñent S, Claps LE, Morrone JJ. 2014a. Biodiversidad de Artrópodos Argentinos volumen 3. San Miguel de Tucumán, Argentina: INSUE-UNT.
- Roig-Juñent S, Claps LE, Morrone JJ. 2014b. Biodiversidad de Artrópodos Argentinos volumen 4. San Miguel de Tucumán, Argentina: INSUE-UNT.
- Roig-Juñent S, Flores GE. 2001. Historia biogeográfica de las áreas áridas de América del Sur austral. En: Llorente Bousquets J, Morrone JJ, editores. Introducción a la biogeografía

en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. México: Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. p 257-266.

Rollin O, Bretagnolle V, Fortel L, Guilbaud L, Henry M. 2015. Habitat, spatial and temporal drivers of diversity patterns in a wild bee assemblage. *Biodivers. Conserv.* 24:1195-1214.

Root R. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37:317-350.

Root RB. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecol Monogr* 43:95-124.

Rostagno CM, Defossé GE, del Valle HF. 2006. Postfire Vegetation Dynamics in Three Rangelands of Northeastern Patagonia, Argentina. *Rangel. Ecol. Manag.* 59:163-170.

Rudgers JA, Whitney KD. 2006. Interactions between insect herbivores and a plant architectural dimorphism. *J. Ecol.* 94:1249-1260.

Rundel P, Villagra PE, Dillon MO, Roig-Juñent S, Debardi G. 2007. Arid and semi-arid ecosystems. En: Veblin TT, Young KR, Orme AR, editores. *The Physical Geography of South America*. Oxford, UK: Oxford University Press. p 158-183.

Sanchez BC, Parmenter RR. 2002. Patterns of shrub-dwelling arthropod diversity across a desert shrubland–grassland ecotone: a test of island biogeographic theory. *J. Arid Environ.* 50:247-265.

Sanford MP, Huntly NJ. 2010. Seasonal Patterns of Arthropod Diversity and Abundance on Big Sagebrush, *Artemisia tridentata*. *West. North Am. Nat.* 70:67-76.

Schoonhoven LM, Loon JJA van, Dicke M. 2005. *Insect-plant biology*. 2nd ed. Oxford; New York: Oxford University Press.

Schowalter TD. 1996. Arthropod Associates and Herbivory on Tarbush in Southern New Mexico. *Southwest. Nat.* 41:140-144.

Schowalter TD. 2016. *Insect ecology: an ecosystem approach*. 4th edition. San Diego: Elsevier Academic Press.

- Scohier A, Dumont B. 2012. How do sheep affect plant communities and arthropod populations in temperate grasslands? *animal* 6:1129-1138.
- Scudder GGE. 2009. The importance of insects. En: Footitt RG, Adler PH, editores. *Insect Biodiversity: Science and Society*. Chichester, UK; Hoboken, NJ: Wiley-Blackwell. P 7-31.
- Skaug H, Fournier D, Bolker B, Magnusson A. 2016. Generalized linear mixed models using AD Model Builder. R package 0.8.3.3.
- Spalinger LC, Haynes AG, Schütz M, Risch AC. 2012. Impact of wild ungulate grazing on Orthoptera abundance and diversity in subalpine grasslands: Impact of wild ungulate grazing on Orthoptera abundance and diversity. *Insect Conserv. Divers.* 5:444-452.
- Spears LR, MacMahon JA. 2012. An experimental study of spiders in a shrub-steppe ecosystem: the effects of prey availability and shrub architecture. *J. Arachnol.* 40:218-227.
- Strong DR, Lawton JH, Southwood R. 1984. *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Cambridge, Mass: Harvard University Press.
- Stroud JT, Bush MR, Ladd MC, Nowicki RJ, Shantz AA, Sweatman J. 2015. Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecol. Evol.* 5:4757-4765.
- Sylvain ZA, Wall DH. 2011. Linking soil biodiversity and vegetation: Implications for a changing planet. *Am. J. Bot.* 98:517-527.
- Symondson WOC, Sunderland KD, Greenstone MH. 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annu. Rev. Entomol.* 47:561-594.
- Tadey M. 2007. Efectos del pastoreo sobre la polinización y reproducción de plantas del monte patagónico. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche.
- Tadey M. 2015. Indirect effects of grazing intensity on pollinators and floral visitation: Grazing effect on pollinator visitation frequency. *Ecol. Entomol.* 40:451-460.

Timms LL, Bowden JJ, Summerville KS, Buddle CM. 2013. Does species-level resolution matter? Taxonomic sufficiency in terrestrial arthropod biodiversity studies. *Insect Conserv. Divers.* 6:453-462.

Todd SW. 2006. Gradients in vegetation cover, structure and species richness of Nama-Karoo shrublands in relation to distance from livestock watering points: Grazing gradients in Nama-Karoo shrublands. *J. Appl. Ecol.* 43:293-304.

Triplehorn CA, Johnson NF, Borror DJ. 2005. An introduction to the study of insects. 7th ed. Australia: Thomson, Brooks/Cole.

Turner CL, Seastedt TR, Dyer MI. 1993. Maximization of Aboveground Grassland Production: The Role of Defoliation Frequency, Intensity, and History. *Ecol. Appl.* 3:175-186.

Valencia-Cuevas L, Tovar-Sánchez E. 2015. Oak canopy arthropod communities: which factors shape its structure? *Rev. Chil. Hist. Nat.* [Internet] 88. Available from: <http://www.revchilhistnat.com/content/88/1/15>

Vanbergen AJ, Woodcock BA, Gray A, Grant F, Telford A, Lambdon P, Chapman DS, Pywell RF, Heard MS, et al. 2014. Grazing alters insect visitation networks and plant mating systems. *Funct. Ecol.* 28:178-189.

Vázquez DP, Simberloff D. 2003. Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate: Introduced species and interaction biodiversity. *Ecol. Lett.* 6:1077-1083.

Verhoef HA, Morin PJ eds. 2010. Community ecology: processes, models, and applications. Oxford: Oxford University Press.

Vilela A, Bolkovic ML, Carmanchahi P, Cony M, de Lamo D, Wassner D. 2009. Past, present and potential uses of native flora and wildlife of the Monte Desert. *J. Arid Environ.* 73:238-243.



- Villagra PE, Defossé GE, del Valle HF, Tabeni S, Rostagno M, Cesca E, Abraham E. 2009. Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: Implications for their management. *J. Arid Environ.* 73:202-211.
- Warui CM, Villet MH, Young TP, Jocqué R. 2005. Influence of grazing by large mammals on the spider community of a kenyan savanna biome. *J. Arachnol.* 33:269-279.
- Whitford WG. 2000. Keystone arthropods as webmasters in desert ecosystems. En: Coleman DC, Hendrix PF, editores. *Invertebrates as Webmasters in Ecosystems*. UK: CABI Publishing, Wallingford, Oxon. p 25-42.
- Whitford WG. 2002. *Ecology of desert systems*. San Diego: Academic Press.
- Wilson JB. 1999. Guilds, Functional Types and Ecological Groups. *Oikos* 86:507.
- Wise DH. 1993. *Spiders in ecological webs*. Cambridge ; New York: Cambridge University Press.
- Yi H. 2003. Response of arthropods to different intensities of thinning in Oregon. PhD Dissertation. Oregon State University.
- Zar JH. 2010. *Biostatistical analysis*. 5th ed. Upper Saddle River, N.J: Prentice-Hall/Pearson.
- Zhao H-L, Liu R-T. 2013. The “bug island” effect of shrubs and its formation mechanism in Horqin Sand Land, Inner Mongolia. *CATENA* 105:69-74.
- Zhu H, Wang D, Wang L, Bai Y, Fang J, Liu J. 2012. The effects of large herbivore grazing on meadow steppe plant and insect diversity. *J. Appl. Ecol.* 49:1075-1083.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York, NY: Springer New York. Available from: <http://link.springer.com/10.1007/978-0-387-87458-6>

## Anexo A

Tabla I: abundancia (conteos totales) de los taxones de artrópodos recolectados y su asignación a los distintos gremios tróficos.

Orden	Familia	Especie/morfoespecie	Abundancia	Gremio
Araneae	Anyphaenidae	<i>Sanogasta</i> sp1	48	Predador
		<i>Tasata</i> sp1	1422	Predador
	Araneidae	Juveniles de Araneidae	78	Predador
		Araneidae sp1	1	Predador
		<i>Metepeira galatheae</i>	60	Predador
		<i>Parawixia</i> sp1	18	Predador
	Gnaphosidae	Gnaphosidae sp1	6	Predador
	Mimetidae	Mimetidae sp1	1	Predador
	Philodromidae	Juveniles de Philodromidae	67	Predador
		Philodromidae sp1	25	Predador
		Philodromidae sp2	3	Predador
		Philodromidae sp3	3	Predador
	Salticidae	—	378	Predador
	Sparassidae	Juveniles de Sparassidae	24	Predador
	Tetragnathidae	Tetragnathidae sp1	17	Predador
	Theridiidae	<i>Latrodectus</i> sp1	4	Predador
		Juveniles de Theridiidae	32	Predador
		Theridiidae sp1	2	Predador
		Theridiidae sp2	2	Predador
		<i>Theridion</i> sp1	47	Predador
	Thomisidae	<i>Misumenops</i> sp1	9	Predador
		<i>Misumenops</i> sp2	2	Predador
		<i>Misumenops</i> sp3	7	Predador
		Juveniles de Thomisidae	11	Predador
		Thomisidae sp1	3	Predador
		Thomisidae sp2	1	Predador
	Uloboridae	<i>Tmarus</i> sp1	113	Predador
		Uloboridae sp1	10	Predador
Coleoptera	Bostrichidae	Bostrichidae sp1	6	Folívoro
		Bostrichidae sp2	2	Folívoro
		Bostrichidae sp3	3	Folívoro
		Bostrichidae sp4	1	Folívoro
		Carabidae sp1	1	Predador

Coleoptera	Carabidae	Carabidae sp2	1	Predador
	Chrysomelidae	Chrysomelidae sp1	7	Folívoro
		Chrysomelidae sp2	16	Folívoro
		Chrysomelidae sp3	2	Folívoro
		Chrysomelidae sp4	2	Folívoro
		Chrysomelidae sp5	2	Folívoro
		<i>Hormius</i> sp.	478	Folívoro
	Coccinellidae	Coccinellidae sp1	103	Predador
		Coccinellidae sp2	6	Predador
		Coccinellidae sp3	8	Predador
	Curculionidae	<i>Apion</i> sp1	1	Folívoro
		<i>Cyldrorhynus</i> sp1	1	Folívoro
		<i>Cyphometopus</i> sp1	3	Folívoro
		Entiminae sp1	34	Folívoro
		Entiminae sp2	1	Folívoro
		Molytinae sp1	6	Folívoro
		Molytinae sp2	26	Folívoro
		Molytinae sp3	12	Folívoro
		<i>Pandeleiteius aff baccharis</i>	89	Folívoro
		<i>Pantomorus ruizi</i>	7	Folívoro
	Meloidae	<i>Epicauta</i> sp1	4	Folívoro
	Mordellidae	Mordellidae sp1	3	Folívoro
	Tenebrionidae	<i>Hemasodes minutis</i>	4	Folívoro
		<i>Omophres forsteri</i>	18	Folívoro
		Tenebrionidae sp1	3	Folívoro
Collembola	Sminthuridae	Sminthuridae sp1	14	Detritívoro
Dytioptera	Mantidae	Mantidae sp1	3	Predador
Hemiptera	Aphididae	Aphididae sp1	2	S. de savia
		Aphididae sp2	1	S. de savia
		Aphididae sp3	2	S. de savia
	Cicadellidae	Cicadellidae sp1	1	S. de savia
		Cicadellidae sp2	17	S. de savia
		Cicadellidae sp3	5	S. de savia
		Cicadellidae sp4	1	S. de savia
		Cicadellidae sp5	2	S. de savia
		Cicadellidae sp6	1	S. de savia
		Ninfas de Cicadellidae	132	S. de savia
	Coccoidea	—	66	S. de savia
	Dictyopharidae	Dictyopharidae sp1	3	S. de savia

*Ensamblajes de artrópodos asociados a arbustos nativos del NE de la Patagonia*

Hemiptera	Flatidae	Flatidae sp1	10	S. de savia
	Issidae	Issidae sp1	10	S. de savia
		Ninfas de Issidae	139	S. de savia
	Lygaeidae	<i>Nysius simulans</i>	17	S. de savia
	Miridae	<i>Carpinteroia patagonica</i>	90	S. de savia
		<i>Hadronemella</i> sp1	73	S. de savia
		<i>Hyporhinocoris fratrueis</i>	300	S. de savia
		Miridae sp1	1	S. de savia
		Miridae sp2	2	S. de savia
		Ninfas de <i>Phytocoris</i>	72	S. de savia
		<i>Phytocoris bergi</i>	9	S. de savia
		<i>Phytocoris jordii</i>	2	S. de savia
	Oxycarenidae	<i>Anomaloptera patagonica</i>	5	S. de savia
	Pentatomidae	<i>Chinavia musiva</i>	2	S. de savia
		<i>Chinavia</i> sp1	1	S. de savia
		Ninfas de Pentatomidae	61	S. de savia
		<i>Thyanta</i> sp1	4	S. de savia
	Psyllidae	Ninfas de Psyllidae	279	S. de savia
		Psyllidae sp1	185	S. de savia
		Psyllidae sp2	10	S. de savia
		Psyllidae sp3	4	S. de savia
		Psyllidae sp4	1	S. de savia
		Psyllidae sp5	3	S. de savia
		Psyllidae sp6	211	S. de savia
		Psyllidae sp7	9	S. de savia
		Psyllidae sp8	3	S. de savia
		Psyllidae sp9	1	S. de savia
		Psyllidae sp10	8	S. de savia
		Psyllidae sp11	2	S. de savia
	Reduviidae	<i>Phymata</i> sp1	4	Predador
	Rhopalidae	Rhopalidae sp1	4	S. de savia
	Scutelleridae	Scutelleridae sp1	4	S. de savia
		Scutelleridae sp2	1	S. de savia
	Tingidae	Tingidae sp1	1	S. de savia
Hymenoptera	Aphelinidae	—	2	Parasitoide
	Bethylidae	—	3	Parasitoide
	Braconidae	—	3	Parasitoide
		<i>Allorhogas</i> sp1	1	
	Braconidae	<i>Chelonus</i> sp1	1	Parasitoide

Hymenoptera	Ceraphronidae	___-	1	Parasitoide
	Chalcidoidea	Chalcidoidea sp1	4	Parasitoide
	Dryinidae	___-	1	Parasitoide
	Encyrtidae	___-	26	Parasitoide
	Eulophidae	___-	45	Parasitoide
	Eupelmidae	___-	5	Parasitoide
	Eurytomidae	<i>Eurytoma</i> sp1	1	Parasitoide
	Formicidae	<i>Acromyrmex striatus</i>	21	___-
	Formicidae	<i>Brachymyrmex patagonicus</i>	181	___-
		<i>Camponotus</i> sp1	53	___-
		<i>Camponotus</i> sp2	6	___-
		<i>Dorymyrmex ensifer</i>	1	___-
		<i>Dorymyrmex</i> sp1	19	___-
		<i>Dorymyrmex</i> sp2	3	___-
		<i>Dorymyrmex</i> sp3	1	___-
		<i>Forelius</i> sp1	114	___-
		<i>Forelius</i> sp2	16	___-
		Formicidae sp1	1	___-
		Formicidae sp2	17	___-
		<i>Linepithema humile</i>	3	___-
	Mymaridae	___-	3	Parasitoide
	Platygastridae	___-	11	Parasitoide
	Pteromalidae	___-	6	Parasitoide
	Torymidae	<i>Podagria</i> sp1	1	Parasitoide
	Trichogrammatidae	___-	1	Parasitoide
Lepidoptera (larvas)	___-	___-	872	Folívoro
Neuroptera	Hemerobiidae	Hemerobiidae sp1	17	Predador
Orthoptera	Proscopidae	Proscopidae sp1	1	Folívoro
		Proscopidae sp2	6	Folívoro
	Tettigoniidae	Tettigoniidae sp1	6	Folívoro
	Agathemeridae	<i>Agathemera</i> sp1	1	Folívoro
Phasmatodea				
Pseudoscorpiones	___-	Pseudoescorpiones sp1	1	Predador
	___-	Pseudoescorpiones sp2	1	Predador
	___-	Pseudoescorpiones sp3	1	Predador
Psocoptera	Liposclididae	Liposclididae sp1	17	Detritívoro
	Psocidae	Psocidae sp1	1512	Detritívoro
	___-	Psocoptera sp1	22	Detritívoro
Sarcopteriformes	Ceratozetidae	Ceratozetidae sp1	16	Detritívoro

*Ensamblajes de artrópodos asociados a arbustos nativos del NE de la Patagonia*

Thysanoptera	Neoliodidae	<i>Neoliodes</i> sp1	6	Detritívoro
	Oribatulidae	Oribatulidae sp1	40	Detritívoro
	Scutoverticidae	<i>Scutovertex</i> sp1	28	Detritívoro
	Phlaeothripidae	Phlaeothripidae sp1	185	S. de savia
Thysanoptera		Phlaeothripidae sp2	3	S. de savia
		Phlaeothripidae sp3	1	S. de savia
		Phlaeothripidae sp4	1	S. de savia
		Phlaeothripidae sp5	3	S. de savia
		Phlaeothripidae sp6	6	S. de savia
		Phlaeothripidae sp7	2	S. de savia
		Phlaeothripidae sp8	1	S. de savia
		Phlaeothripidae sp9	1	S. de savia
		Phlaeothripidae sp10	135	S. de savia
		Phlaeothripidae sp11	10	S. de savia
		Phlaeothripidae sp12	17	S. de savia
		Phlaeothripidae sp13	4	S. de savia
		Phlaeothripidae sp14	1	S. de savia
		Phlaeothripidae sp15	3	S. de savia
		Phlaeothripidae sp16	1	S. de savia
Trombidiformes	Caeculidae	<i>Andoacaeculus</i> sp1	2	Predador
	Erythraeidae	Erythraeidae sp1	100	Predador

Tabla II: Valores observados de riqueza (q=0) y diversidad (q=1) de familias para primavera y verano. Se indican los estimadores asintóticos de estos índices, el error estándar de la estimación (ES) y los intervalos de confianza del 95 % (IC).

	Riqueza		Diversidad	
	Primavera	Verano	Primavera	Verano
Observado	57	53	11,665	13,964
Estimador	62,784	61,097	11,748	14,113
ES	5,043	7,096	0,248	0,355
IC inf	58,325	54,844	11,665	13,964
IC sup	82,253	88,553	12,234	14,81

Tabla III: abundancia media y desvío estándar (entre paréntesis) por grado de disturbio (P=pastoreado, I=intermedio, C=Clausura). El análisis se realizó para las familias dominantes (abundancia mayor al 1 % con respecto al total de individuos recolectados) y los gremios tróficos. Con letras se indican sólo las diferencias significativas (resaltadas en negritas). Todos los modelos fueron construidos basados en la distribución binomial negativa.

Taxón	Pastoreado	Intermedio	Clausura
Psocidae	14,94 (44,57)	13,94 (30,42)	13,11 (28,8)
Anyphaenidae	11,5 (11,14)	13,83 (13,39)	15,5 (11,95)
Psyllidae	8,97 (12,74)	4,53 (7,03)	6,39 (9,42)
<b>Miridae</b>	<b>9,17 (25,02)<sup>b</sup></b>	<b>2,94 (6,89)<sup>a</sup></b>	<b>3,14 (6,2)<sup>a</sup></b>
Chrysomelidae	5,72 (15,41)	3,47 (5,73)	4,89 (10,13)
<b>Formicidae</b>	<b>2,97 (3,26)<sup>a</sup></b>	<b>3,17 (4,34)<sup>ab</sup></b>	<b>5,97 (6,98)<sup>b</sup></b>
Salticidae	3,58 (3,56)	3,5 (4,47)	3,42 (2,93)
Phlaeothripidae	2,19 (7,49)	5,14 (20,45)	3,06 (8,78)
Curculionidae	1,47 (2,04)	1,72 (3,39)	1,81 (3,38)
Cicadellidae	1,53 (2,7)	1,47 (3,82)	1,42 (2,64)
Araneidae	1 (1,29)	1,69 (2,71)	1,67 (2,54)
Issidae	1,5 (2,82)	1,31 (2,51)	1,33 (1,66)
<b>Thomisidae</b>	<b>0,78 (0,87)<sup>a</sup></b>	<b>1,47 (1,7)<sup>ab</sup></b>	<b>1,81 (2,25)<sup>b</sup></b>
<b>Coccinellidae</b>	<b>1,72 (2,67)<sup>b</sup></b>	<b>0,69 (1,06)<sup>a</sup></b>	<b>0,83 (1,16)<sup>a</sup></b>
Erythraeidae	0,75 (1,27)	0,56 (1,54)	1,47 (3,15)
Philodromidae	0,92 (1,16)	0,81 (0,95)	1 (1,37)
Theridiidae	0,61 (1,02)	0,75 (1,38)	1,06 (2,06)
Gremios			
Detritívoros	15,86 (44,64)	15,56 (31,37)	14,56 (29,47)
Folívoros	15,11 (21,64)	11,64 (13,41)	17,81 (23,77)
Parasitoides	0,86 (2,21)	0,33 (0,63)	0,83 (1,28)
Predadores	5,69 (6,24)	5,97 (6,03)	6,92 (4,86)
S. de savia	21,5 (29,11)	12,97 (21,79)	13,36 (14,47)

Tabla IV: abundancia media y desvío estándar (entre paréntesis) de las principales familias y gremios tróficos por grado de disturbio (P=pastoreado, I=intermedio, C=Clausura), considerando las especies arbustivas por separado. Los análisis se realizaron para las familias más abundantes en primavera (abundancia mayor al 1 % de individuos recolectados). Con letras se indican las diferencias significativas (resaltadas en negritas) y con asterisco se señalan los casos donde se utilizó la distribución Poisson (para el resto se usó binomial negativa).

Taxón	Quilembay			Molle			Jarilla		
	P	I	C	P	I	C	P	I	C
Psocidae	78,67 (89,33)	64,67 (45,55)	66,67 (39,43)	5,33 (4,13)	12,83 (23,41)	8,5 (7,45)	*1,5 (1,38)	3,67 (4,27)	1,33 (0,82)
Anyphaenidae	19,33 (13,63)	23,83 (14,11)	26,17 (10,7)	7,83 (4,67)	9,83 (3,13)	10 (6,84)	4,83 (4,26)	6,17 (3,49)	7,67 (6,89)
<b>Miridae</b>	*8,83 (9,17)	4,33 (6,74)	4,83 (4,88)	*2,83 (4,07)	0,83 (0,98)	0,83 (0,75)	<b>*40,33</b> <b>(53,13)<sup>b</sup></b>	<b>9,5</b> <b>(14,29)<sup>a</sup></b>	<b>10,5</b> <b>(12,06)<sup>a</sup></b>
Chrysomelidae	*1,33 (1,21)	3,5 (4,04)	1,5 (1,05)	27,33 (31)	8,67 (6,86)	15,5 (17,9)	3,83 (3,31)	8,17 (8,23)	11 (11,31)
Psyllidae	*1 (1,55)	0,33 (0,52)	0,17 (0,41)	*2,83 (2,32)	3,33 (2,94)	4 (2,1)	10,67 (6,12)	5,83 (4,07)	11,33 (10,23)
Formicidae	3,5 (1,76)	2 (1,55)	5,17 (4,02)	0,67 (1,03)	0,67 (0,82)	1,33 (1,86)	7,5 (4,51)	4,83 (6,05)	7 (2,9)
Issidae	4,33 (5,35)	3,83 (2,93)	3,5 (2,07)	*0,33 (0,52)	0,33 (0,52)	0,5 (0,55)	3,5 (2,07)	3,5 (3,83)	2,33 (1,51)
<b>Curculionidae</b>	1,33 (2,16)	0,33 (0,52)	0 (0)	*1 (0,89)	2,67 (2,25)	2,33 (1,21)	<b>1,67</b> <b>(2,42)<sup>a</sup></b>	<b>5</b> <b>(7,13)<sup>ab</sup></b>	<b>7,5</b> <b>(5,13)<sup>b</sup></b>
Salticidae	2 (0,89)	3,83 (4,54)	2,67 (1,51)	2,5 (1,87)	4 (2,76)	4,33 (3,44)	*0,67 (0,52)	0,83 (0,41)	0,33 (0,52)
Cicadellidae	*5,17 (3,76)	6,33 (8,04)	4,67 (5,09)	*0,33 (0,52)	0,5 (0,84)	0,83 (0,75)	*0,33 (0,52)	0,33 (0,52)	0,17 (0,41)
Araneidae	1,17 (1,6)	2,17 (2,14)	1,33 (1,37)	*1,83 (0,75)	2,5 (1,87)	3,5 (3,89)	*0 (0)	0,17 (0,41)	0,67 (0,82)
Coccoidea	1,67 (1,63)	4,5 (3,45)	2,67 (3,5)	*0 (0)	0,17 (0,41)	0 (0)	*0,17 (0,41)	0 (0)	0,33 (0,52)
Erythraeidae	0,83 (1,33)	1,33 (3,27)	1,5 (1,76)	1,17 (1,17)	0,5 (0,84)	3,17 (5,38)	*0,67 (0,82)	0 (0)	0,17 (0,41)
Gremios									
Detritívoros	79,67 (89,42)	66,83 (47,69)	69,5 (39,84)	5,33 (4,13)	13,17 (23,22)	9,33 (6,98)	1,5 (1,38)	3,83 (4,58)	1,67 (1,21)
Folívoros	*3,67 (1,63)	4,33 (3,44)	2,33 (1,51)	51,83 (30,81)	26 (18,14)	41,33 (26,52)	<b>9,17</b> <b>(6,52)<sup>a</sup></b>	<b>21,33</b> <b>(13,52)<sup>ab</sup></b>	<b>39,67</b> <b>(32,73)<sup>b</sup></b>
Parasitoides	*0,67 (1,21)	0,67 (0,82)	1,67 (1,63)	2,83 (5,08)	0,67 (1,03)	1,17 (1,17)	*0,83 (0,41)	0 (0)	1,33 (2,07)
Predadores	3,83 (2,23)	5,67 (5,13)	5,67 (2,66)	4 (3,29)	6,67 (2,94)	7 (3,69)	*0,83 (0,75)	1,17 (0,75)	1,83 (2,23)
S. de savia	10 (9,61)	4,67 (6,56)	5,83 (5,64)	5,67 (5,24)	6,67 (6,92)	5,33 (2,42)	<b>51,5</b> <b>(56,24)<sup>b</sup></b>	<b>16,5</b> <b>(13,49)<sup>a</sup></b>	<b>22,67</b> <b>(17,24)<sup>a</sup></b>



Tabla V: abundancia media y desvío estándar (entre paréntesis) de las principales familias y gremios tróficos por grado de disturbio (P=pastoreado, I=intermedio, C=Clausura), considerando las especies arbustivas por separado. Los análisis se realizaron para las familias más abundantes en verano (abundancia mayor al 1 % de individuos recolectados). Con letras se indican las diferencias significativas (resaltadas en negritas) y con asterisco se señalan los casos donde se utilizó la distribución Poisson (para el resto se usó binomial negativa).

Taxón	Quilembay			Molle			Jarilla		
	P	I	C	P	I	C	P	I	C
Anyphaenidae	22,17 (15,61)	34,33 (8,59)	31,83 (7,36)	9,17 (6,94)	5,83 (4,96)	9,83 (5,88)	5,67 (4,89)	3 (1,79)	7,5 (4,55)
<b>Psyllidae</b>	<b>*0,67 (0,52)</b>	0,33 (0,82)	0,67 (1,03)	<b>17,17 (13,06)<sup>c</sup></b>	<b>5 (6,42)<sup>a</sup></b>	<b>9,17 (5,19)<sup>b</sup></b>	21,5 (21,04)	12,33 (12,61)	13 (17,31)
Phlaeothripidae	11,17 (16,39)	27 (47,01)	16,33 (16,84)	1,5 (2,35)	0,67 (0,82)	0,67 (0,82)	*0,17 (0,41)	0,33 (0,52)	0,17 (0,41)
Salticidae	7,17 (2,71)	8,33 (7,92)	4,83 (3,06)	6,5 (5,61)	2,67 (1,86)	5,5 (3,27)	*2,67 (2,07)	1,33 (1,37)	2,83 (2,14)
<b>Formicidae</b>	<b>2 (1,1)<sup>a</sup></b>	<b>6,67 (5,99)<sup>ab</sup></b>	<b>12,17 (13,59)<sup>b</sup></b>	0,67 (0,82)	2,67 (4,72)	1,83 (1,83)	<b>3,5 (2,95)<sup>ab</sup></b>	<b>2,17 (2,32)<sup>a</sup></b>	<b>8,33 (4,84)<sup>b</sup></b>
<b>Thomisidae</b>	<b>*0,5 (0,55)<sup>a</sup></b>	<b>2,33 (2,07)<sup>b</sup></b>	<b>2,67 (2,16)<sup>b</sup></b>	<b>*1,17 (0,75)<sup>a</sup></b>	<b>2,67 (1,97)<sup>ab</sup></b>	<b>4,33 (3,39)<sup>b</sup></b>	*1,17 (0,98)	1,17 (1,6)	1,83 (1,94)
<b>Araneidae</b>	1 (1,55)	3,5 (5,75)	1 (0,89)	<b>*1,83 (1,47)<sup>a</sup></b>	<b>1,17 (0,75)<sup>a</sup></b>	<b>3,33 (3,83)<sup>b</sup></b>	*0,17 (0,41)	0,67 (0,52)	0,17 (0,41)
<b>Coccinellidae</b>	*0,83 (0,98)	0,33 (0,52)	1,17 (0,75)	<b>5,33 (3,88)<sup>b</sup></b>	<b>2 (1,79)<sup>a</sup></b>	<b>2,33 (1,21)<sup>a</sup></b>	*0,17 (0,41)	0,17 (0,41)	0 (0)
Philodromidae	*2 (0,89)	1 (0,89)	1,17 (1,47)	*1,33 (1,51)	0,83 (1,17)	1,17 (1,17)	0,83 (1,17)	0,83 (1,17)	1,67 (1,63)
Pentatomidae	0 (0)	0 (0)	0 (0) <sup>#</sup>	3,5 (4,18)	0,5 (0,55)	0,83 (1,17)	2,17 (1,72)	0,5 (0,84)	2,33 (2,88)
Theridiidae	1,17 (1,17)	2 (2,45)	2,5 (3,56)	*1,17 (1,47)	1,5 (1,52)	1,33 (1,63)	0 (0)	0 (0)	0 (0) <sup>#</sup>
Psocidae	*0,33 (0,52)	0,5 (0,84)	0,33 (0,82)	3,67 (5,75)	1,33 (1,21)	0,5 (1,22)	0,17 (0,41)	0,67 (0,82)	1,33 (2,42)
Miridae	*1,33 (1,75)	0,67 (1,03)	0,67 (0,82)	*0,5 (0,55)	0,33 (0,82)	0,17 (0,41)	*1,17 (1,33)	2 (2,37)	1,83 (1,94)
Curculionidae	0,67 (0,82)	0,83 (1,6)	0,17 (0,41)	*1,67 (1,75)	0,5 (0,84)	0,33 (0,52)	2,5 (3,39)	1 (1,26)	0,5 (0,84)
Cicadellidae	*3,17 (2,93)	1,5 (0,84)	2,17 (1,83)	*0 (0)	0 (0)	0,33 (0,52)	*0,17 (0,41)	0,17 (0,41)	0,33 (0,52)
Erythraeidae	0,83 (1,6)	0,33 (0,82)	2,67 (4,68)	1 (2)	1,17 (1,6)	1,17 (2,4)	*0 (0)	0 (0)	0,17 (0,41)
Gremios									
Detritívoros	4,17 (4,07)	6,33 (12,21)	3,33 (5,47)	4,33 (5,61)	2,5 (2,51)	1,5 (1,22)	0,17 (0,41)	0,67 (0,82)	2 (3,03)
Folívoros	*1,33 (1,03)	1,5 (2,74)	1,33 (1,21)	19 (9,21)	14,17 (8,4)	16,83 (11,13)	5,67 (5,13)	2,5 (1,52)	5,33 (3,72)
Parasitoides	*0,33 (0,52)	0,17 (0,41)	0,33 (0,52)	*0,5 (0,55)	0,5 (0,55)	0,33 (0,52)	*0 (0)	0 (0)	0,17 (0,41)
Predadores	12,83 (10,34)	12,83 (10,34)	10,83 (4,71)	8,83 (5,56)	7 (1,79)	11,5 (4,97)	3,83 (2,32)	2,5 (2,88)	4,67 (3,2)
S. de savia	13,33 (17,1)	28,33 (48,43)	18 (17,65)	<b>23,5 (16,02)<sup>b</sup></b>	<b>6,5 (6,5)<sup>a</sup></b>	<b>10,83 (4,67)<sup>a</sup></b>	25 (21,46)	15,17 (13,35)	17,5 (22,23)

Tabla VI: Valores observados y estimadores asintóticos de la riqueza ( $q=0$ ) y la diversidad ( $q=1$ ) de familias para el análisis general según el grado de disturbio. Se indican los errores estándares de las estimaciones (ES) y los intervalos de confianza del 95 % (IC).

	Riqueza			Diversidad		
	Pastoreado	Intermedio	Clausura	Pastoreado	Intermedio	Clausura
Observado	54	47	55	14,501	13,867	15,826
Estimador	62,997	56,996	65,08	14,685	14,047	16,033
ES	6,789	8,363	7,997	0,332	0,352	0,381
IC inf	56,413	49,397	57,562	14,501	13,867	15,826
IC sup	87,54	88,675	94,649	15,336	14,738	16,779

Tabla VII : Valores observados y estimadores asintóticos de la riqueza de familias ( $q=0$ ) según el grado de disturbio (P=pastoreado, I=intermedio, C=Clausura) para las tres especies de arbustos y ambas estaciones. Se indican los errores estándares de las estimaciones (ES) y los intervalos de confianza del 95 % (IC).

		Quilembay			Molle			Jarilla		
		P	I	C	P	I	C	P	I	C
Primavera	Observado	31	29	32	30	32	34	22	18	28
	Estimador	44,484	32,595	36,078	35,319	44,064	51,953	24,994	30,459	38,1
	ES	12,445	3,847	4,044	4,918	9,7	14,351	3,234	17,084	8,996
	IC inf	33,895	29,649	32,806	31,14	35,023	38,527	22,534	19,66	30,258
	IC sup	93,806	48,92	52,646	54,823	80,149	105,198	38,781	111,532	73,172
Verano	Observado	32	30	33	26	21	33	18	17	23
	Estimador	34,244	40,107	39,737	34,976	21,249	70,367	42,405	20,975	38,942
	ES	2,496	9,003	5,872	10,147	0,726	29,583	30,99	5,261	16,434
	IC inf	32,387	32,26	34,544	27,516	21,013	42,522	21,576	17,553	26,008
	IC sup	45,029	75,204	62,399	79,14	25,715	179,642	184,574	45,558	107,493

Tabla VIII: Valores observados y estimadores asintóticos de la diversidad de familias ( $q=1$ ) según el grado de disturbio (P=pastoreado, I=intermedio, C=Clausura) para las tres especies de arbustos estudiados y ambas estaciones. Se indican los errores estándares de las estimaciones (ES) y los intervalos de confianza del 95 % (IC). Con negrita se indican los caso donde no hubo solapamiento de los intervalos de confianza y las diferencias fueron significativas.

		Quilembay			Molle			Jarilla		
		P	I	C	P	I	C	P	I	C
Primavera	Observado	5,624	6,564	6,625	<b>9,301</b>	<b>12,494</b>	<b>13,151</b>	<b>5,781</b>	<b>9,894</b>	<b>11,009</b>
	Estimador	5,783	6,712	6,788	<b>9,777</b>	<b>13,405</b>	<b>14,117</b>	<b>5,95</b>	<b>10,373</b>	<b>11,584</b>
	ES	0,298	0,374	0,373	0,703	0,835	0,975	0,354	0,535	0,589
	IC inf	5,624	6,564	6,625	9,301	12,494	13,151	5,781	9,894	11,009
	IC sup	6,368	7,446	7,518	11,155	15,041	16,028	6,644	11,422	12,739
Verano	Observado	10,972	7,455	9,201	11,946	14,218	13,261	6,143	7,402	9,705
	Estimador	11,49	7,739	9,586	12,54	15,031	14,909	6,584	7,918	10,41
	ES	0,757	0,468	0,563	0,797	0,959	1,325	0,538	0,88	0,797
	IC inf	10,972	7,455	9,201	11,946	14,218	13,261	6,143	7,402	9,705
	IC sup	12,975	8,657	10,69	14,101	16,911	17,505	7,638	9,642	11,973

Tabla IX: Abundancia media y desvío estándar (entre paréntesis) de las diez familias dominantes y de los gremios tróficos. Con asterisco se indican los modelos donde se utilizó la distribución Poisson (para el resto se usó binomial negativa). Los casos que no pudieron ser analizados por falta de datos se señalan el símbolo numeral (#). Con letras diferentes sólo se indican las diferencias significativas.

Taxón	Análisis general			Primavera			Verano		
	Quilembay	Molle	Jarilla	Quilembay	Molle	Jarilla	Quilembay	Molle	Jarilla
Psocidae	35,19 (54,08) <sup>c</sup>	5,36 (10,6) <sup>b</sup>	1,44 (2,27) <sup>a</sup>	70 (58,78) <sup>c</sup>	8,89 (13,88) <sup>b</sup>	2,17 (2,71) <sup>a</sup>	0,39 (0,7) <sup>a</sup>	1,83 (3,54) <sup>b</sup>	0,72 (1,49) <sup>ab</sup>
Anyphaenidae	26,28 (12,37) <sup>c</sup>	8,75 (5,37) <sup>b</sup>	5,81 (4,53) <sup>a</sup>	23,11 (12,47) <sup>b</sup>	9,22 (4,91) <sup>a</sup>	6,22 (4,93) <sup>a</sup>	29,44 (11,77) <sup>b</sup>	8,28 (5,9) <sup>a</sup>	5,39 (4,2) <sup>a</sup>
Psyllidae	0,53 (0,88) <sup>a</sup>	6,92 (7,92) <sup>b</sup>	12,44 (13,18) <sup>c</sup>	0,5 (0,99) <sup>a</sup>	3,39 (2,38) <sup>b</sup>	9,28 (7,28) <sup>b</sup>	0,56 (0,78) <sup>a</sup>	10,44 (9,86) <sup>b</sup>	15,61 (16,84) <sup>b</sup>
Miridae	3,44 (5,61) <sup>b</sup>	0,92 (1,89) <sup>a</sup>	10,89 (25,45) <sup>c</sup>	6 (7,03) <sup>b</sup>	1,5 (2,5) <sup>a</sup>	20,11 (33,91) <sup>c</sup>	*0,89 (1,23)	0,33 (0,59)	1,67 (1,85)
Chrysomelidae	1,06 (2,08) <sup>a</sup>	9,17 (16,96) <sup>b</sup>	3,86 (6,99) <sup>b</sup>	2,11 (2,56) <sup>a</sup>	17,17 (21,3) <sup>b</sup>	7,67 (8,37) <sup>b</sup>	# 0 (0)	1,17 (1,65)	0,06 (0,24)
Formicidae	5,25 (6,89) <sup>b</sup>	1,31 (2,25) <sup>a</sup>	5,56 (4,45) <sup>b</sup>	3,56 (2,85) <sup>b</sup>	0,89 (1,28) <sup>a</sup>	6,44 (4,54) <sup>b</sup>	6,94 (9,14) <sup>b</sup>	1,72 (2,91) <sup>a</sup>	4,67 (4,3) <sup>ab</sup>
Salticidae	4,81 (4,48) <sup>b</sup>	4,25 (3,45) <sup>b</sup>	1,44 (1,61) <sup>a</sup>	2,83 (2,75) <sup>b</sup>	3,61 (2,73) <sup>b</sup>	0,61 (0,5) <sup>a</sup>	6,78 (5,06) <sup>b</sup>	4,89 (4,03) <sup>ab</sup>	2,28 (1,9) <sup>a</sup>
Phlaeothripidae	9,14 (22,38) <sup>b</sup>	0,89 (2,21) <sup>a</sup>	0,36 (0,59) <sup>a</sup>	0,11 (0,32)	0,83 (2,81)	0,5 (0,71)	*18,17 (29,3) <sup>b</sup>	0,94 (1,47) <sup>a</sup>	0,22 (0,43) <sup>a</sup>
Curculionidae	0,56 (1,18) <sup>a</sup>	1,42 (1,56) <sup>b</sup>	3,03 (4,48) <sup>c</sup>	0,56 (1,34) <sup>a</sup>	2 (1,64) <sup>b</sup>	4,72 (5,52) <sup>b</sup>	0,56 (1,04)	0,83 (1,25)	1,33 (2,2)
Cicadellidae	3,83 (4,44) <sup>b</sup>	0,33 (0,59) <sup>a</sup>	0,25 (0,44) <sup>a</sup>	5,39 (5,6) <sup>b</sup>	0,56 (0,7) <sup>a</sup>	0,28 (0,46) <sup>a</sup>	*2,28 (2,05)	0,11 (0,32)	0,22 (0,43)
Gremios									
Detritívoros	38,31 (53,91) <sup>c</sup>	6,03 (10,43) <sup>b</sup>	1,64 (2,51) <sup>a</sup>	72,00 (59,33) <sup>c</sup>	9,28 (13,74) <sup>b</sup>	2,33 (2,89) <sup>a</sup>	4,61 (7,69) <sup>b</sup>	2,78 (3,61) <sup>ab</sup>	0,94 (1,89) <sup>a</sup>
Folívoros	2,42 (2,3) <sup>a</sup>	28,19 (22,79) <sup>c</sup>	13,94 (19,1) <sup>b</sup>	3,67 (2,38) <sup>a</sup>	39,89 (26,7) <sup>b</sup>	23,39 (23,4) <sup>b</sup>	1,56 (1,82) <sup>a</sup>	16,78 (9,25) <sup>c</sup>	4,56 (3,76) <sup>b</sup>
Parasitoides	0,64 (1,02)	1 (2,22)	0,39 (0,96)	*1,67 (1,61)	2,28 (3,29)	0,83 (1,58)	*0,5 (0,79)	1 (0,84)	0,11 (0,32)
Predadores	8,61 (7,28) <sup>b</sup>	7,5 (4,3) <sup>b</sup>	2,47 (2,5) <sup>a</sup>	*33,39 (15,08) <sup>c</sup>	22,00 (7,72) <sup>b</sup>	8,83 (5,19) <sup>a</sup>	*47,78 (14,39) <sup>c</sup>	25,39 (9,68) <sup>b</sup>	11,28 (6,03) <sup>a</sup>
S. de savia	13,36 (22,63) <sup>a</sup>	9,75 (9,98) <sup>a</sup>	24,72 (29,02) <sup>b</sup>	19,28 (11,66) <sup>b</sup>	7,39 (5,62) <sup>a</sup>	34,00 (35,9) <sup>c</sup>	23,78 (29,46)	14,11 (12,09)	20,39 (19,36)

Tabla X: Valores observados de riqueza ( $q=0$ ) y diversidad ( $q=1$ ) de familias para las tres especies de arbustos para el análisis general y por estación. Se indican también los estimadores asintóticos de estos índices, el error estándar de la estimación (ES) y los intervalos de confianza del 95 % (IC).

		Riqueza			Diversidad		
		Quilembay	Molle	Jarilla	Quilembay	Molle	Jarilla
Análisis general	Observado	52	53	37	10,282	10,585	15,686
	Estimador	56,57	77,487	53,658	10,362	10,742	16,009
	ES	4,242	18,594	14,837	0,235	0,293	0,425
	IC inf	52,975	59,526	40,725	10,282	10,585	15,686
	IC sup	73,427	144,888	111,5	10,822	11,317	16,841
Primavera	Observado	43	47	32	6,489	12,813	9,369
	Estimador	47,498	78,971	40,16	6,558	13,28	9,538
	ES	3,967	23,303	8,27	0,209	0,569	0,34
	IC inferior	44,017	55,894	33,571	6,489	12,813	9,369
	IC superior	62,894	161,919	74,388	6,968	14,394	10,205
Verano	Observado	43	38	25	9,753	14,193	8,226
	Estimador	53,118	50,086	49,465	9,938	14,65	8,484
	ES	9,012	9,717	31,064	0,352	0,601	0,406
	IC inferior	45,263	41,029	28,585	9,753	14,193	8,226
	IC superior	88,25	86,228	191,973	10,628	15,828	9,279